

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE 304 Sciences et Environnements
SPÉCIALITÉ Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par **Lionel DELBAC**

**Effet de la succession temporelle des ressources végétales
à l'échelle des paysages sur les communautés de
drosophiles.**

**Cas d'étude en agrosystème viticole suite à l'invasion par
*Drosophila suzukii***

Sous la direction de : **Denis THIERY** (Directeur de thèse)
(Co-encadrant : **Adrien RUSCH**)

Soutenue le 14/12/2020

Membres du jury :

Mme GIBERT, Patricia, Directrice de Recherches, CNRS Lyon
M. BREVAULT, Thierry, Chargé de Recherches, CIRAD Montpellier/Dakar
Mme PITHON-RIVALLAIN, Joséphine, Maître de Conférence, ESA Angers
M. THIERY, Denis, Directeur de recherches, INRAE Bordeaux
M. BARBARO, Luc, Chargé de Recherches, INRAE Toulouse
M. RUSCH, Adrien, Chargé de Recherches, INRAE Bordeaux

Présidente & Rapportrice
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Invité
Invité

Titre : Effet de la succession temporelle des ressources végétales à l'échelle des paysages sur les communautés de drosophiles. Cas d'étude en agrosystème viticole suite à l'invasion par *Drosophila suzukii*.

Résumé :

Drosophila suzukii est une espèce invasive, originaire d'Asie, qui a connu une expansion très rapide depuis son introduction en 2008 en Europe. Cette espèce pose de sérieux problèmes écologiques et agronomiques en s'attaquant à de nombreuses plantes hôtes non-cultivées ou cultivées comme le raisin. Elle est maintenant présente dans la communauté des Drosophilidae que l'on retrouve dans les paysages viticoles. Cette communauté de drosophiles reste largement méconnue et aucune étude n'a été réalisée jusqu'à présent pour la caractériser. Nous manquons également de données sur les effets de la fragmentation des ressources (sites d'hivernation, abris et ressources alimentaires), dans l'espace et dans le temps, sur les dynamiques de populations de *D. suzukii* dans l'agrosystème viticole. Pour répondre à toutes ces lacunes, nous avons mis en place une étude observationnelle reposant sur un réseau de vingt parcelles de vigne localisées dans le vignoble de Bordeaux le long de différents gradients de continuité spatiale des ressources. Nous avons cherché à évaluer 1) l'effet de la composition du paysage sur la structure de la communauté de Drosophilidae dans les paysages viticoles, 2) la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur les différentes espèces de plantes hôtes sauvages présentes dans le paysage, et 3) l'effet de la distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires sur les niveaux de populations du ravageur. Dans ce travail, nous avons montré que les abondances des différentes espèces de drosophiles retrouvées dans les vignes, et non leur richesse spécifique, dépendent positivement de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage environnant. Nous avons mis en évidence une différenciation temporelle entre les deux espèces dominantes de cette communauté, *Drosophila subobscura* en hiver et *D. suzukii* en été et en automne. Par ailleurs, nous avons caractérisé la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur cinq fruits de plantes hôtes présentes dans le paysage (gui, cerise, sureau noir, mûre sauvage et raisin) qui assurent une continuité temporelle des ressources alimentaires à l'échelle de l'année. Néanmoins, nos travaux montrent que la prise en compte de la distribution spatiale et temporelle de ces ressources alimentaires dans le paysage n'améliore pas les qualités prédictives du modèle statistique cherchant à prédire les niveaux de population de l'insecte sur la base de l'occupation des sols autour des parcelles viticoles. Ce travail a permis de démontrer qu'un ravageur invasif, qui intègre une communauté d'insectes natifs, peut s'implanter dans l'habitat sauvage en bordure de parcelles agricoles d'une région donnée en passant sur différentes ressources au cours de son cycle biologique avant de s'attaquer à la plante cultivée. Ces approches d'écologie du paysage représentent des leviers intéressants pour comprendre la dynamique des populations d'une nouvelle espèce invasive et permettre ainsi une éventuelle définition de zones favorables à son abondance.

Mots clés :

Drosophila suzukii ; Paysage ; Vigne ; Ecologie ; Dynamique de population

Titre : Effect of the temporal succession of plant resources at the landscape scale on drosophila communities. Case study in wine agrosystem following the invasion by *Drosophila suzukii*.

Abstract :

Drosophila suzukii is an invasive species, native to Asia, which has expanded very rapidly since its introduction in 2008 in Europe. This species poses serious ecological and agronomic problems by attacking the fruits of many non-cultivated or cultivated host plants such as grapes. It is now present in the Drosophilidae community found in wine-growing landscapes. This drosophila community remains largely unknown and no studies have been carried out so far to characterise it. We also lack data on the effects of resource fragmentation (wintering sites, shelter and food resources), in space and time, on the population dynamics of *D. suzukii* in the wine-growing agrosystem. To address all these shortcomings, we set up an observational study based on a network of twenty vineyard plots located in the Bordeaux vineyard along different gradients of spatial continuity of resources. We sought to assess 1) the effect of landscape composition on the structure of the Drosophilidae community in vineyard landscapes, 2) the temporal dynamics of *D. suzukii* on the fruits of different wild host plant species present in the landscape, and 3) the effect of the spatial and temporal distribution of food resources on the pest's population levels. In this work, we showed that the abundance of the different species of fruit flies found in vineyards, and not their species richness, is positively dependent on the proportion of semi-natural habitats in the surrounding landscape. We highlighted a temporal differentiation between the two dominant species of this community, *Drosophila subobscura* in winter and *D. suzukii* in summer and autumn. Furthermore, we characterised the temporal dynamics of *D. suzukii* on five fruits of host plants present in the landscape (mistletoe, cherry, black elder, wild blackberry and grape) which ensure temporal continuity of food resources on a year-round scale. Nevertheless, our work shows that taking into account the spatial and temporal distribution of these food resources in the landscape does not improve the predictive qualities of the statistical model seeking to predict the insect's population levels on the basis of land use around the vineyard plots. This work has demonstrated that an invasive pest, which integrates a native insect community, can establish itself in the wild habitat at the edge of agricultural plots in a given region by passing over different resources during its life cycle before attacking the cultivated plant. These landscape ecology approaches represent interesting levers for understanding the population dynamics of a new invasive species and thus enable the possible definition of areas favourable to its abundance.

Keywords :

Drosophila suzukii ; Landscape ; Grapevine ; Ecology ; Population dynamic

UMR Santé et Agroécologie du Vignoble

[SAVE, 1065, Centre INRAE Bordeaux Nouvelle-Aquitaine, Villenave d'Ornon]

Cette thèse a été financée par Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement. Elle a également reçu le soutien financier de l'Union Européenne dans le cadre du projet Interreg V Rhin supérieur "InvaProtect", financée par le FEDER.

Elle a été préparée au sein de l'UMR INRAE 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, Centre INRAE Bordeaux Nouvelle-Aquitaine, Villenave d'Ornon.

Tout a commencé un jour assis sur mon pot de peinture...

REMERCIEMENTS

Ce n'est pas facile de commencer des remerciements dans mon cas. En effet, après 27 ans (déjà d'INRA(E) !), c'est un tout qui m'a conduit à cette remise en cause intellectuelle. Certes, pour les étudiants qui sortent de Master2 recherche, c'est la voie normale. Moi, j'ai l'âge des parents de ces étudiants ! Replaçons dans le contexte donc. Je travaillais déjà dans l'unité où j'ai fait ma thèse. Notamment j'étais rattaché aux projets de recherche pilotés depuis quelques années par Denis Thiéry (Directeur de l'unité à l'époque et référent scientifique "sénior" des "Entomos") et Adrien Rusch (jeune chercheur et référent scientifique "junior" des "Entomos"). Quand je leur ai parlé de mon projet de thèse, fin 2014, ils ont cru dans mes capacités à y parvenir. Cela a nécessité également de me mettre en retrait des autres projets de recherche. Cela ne s'est pas fait du jour au lendemain et pour eux cela a nécessité pas mal de tracasseries question organisation. Donc sans eux, rien n'aurait été possible. Quand on fait ce type de démarche il faut que le projet corresponde avec les orientations scientifiques de l'unité. Donc naturellement mes deux référents scientifiques sont devenus mes deux encadrants indiscociables de thèse (l'un officiellement, l'autre officieusement, mais peu importe car au quotidien ils étaient là pour moi). Ils ont su canaliser l'ardeur, le regain d'énergie d'un vieux dinosaure formaté pas les années, buté parfois, trop enthousiaste souvent, pour le faire passer d'une vision technique et appliquée vers une vision scientifique. Combien de fois ai-je entendu : "Mais c'est quoi ta question scientifique ? Est-ce bien cela ce que l'on veut ou que l'on a démontré ?". "Purée", pas simple la vie de scientifique ! Souvent je me suis demandé si j'étais bien à ma place et à la hauteur. Tous les deux ont su m'apporter la confiance pour continuer. Ces aspects d'encouragements et de reprise de confiance en soi je la dois également aux trois chercheurs membres de mon Comité de Suivi de Thèse [Hervé Jactel (INRAE BIOGECO Pierroton), Olivier Chabrierie (EDYSAN Université d'Amiens) et Simon Fellous (INRAE CBGP Montpellier)]. Ils m'ont conseillé pour l'orientation de la thèse, pour les articles, pour les analyses. Les "Dé-stresse Lionel... Tu as le temps... Mais non, tu es à ta place..." resteront gravés dans mon esprit.

Mais comment en arrive t'-on à faire une thèse en milieu de carrière ? C'était une période chanière pour moi. On passe d'une phase où dans les réunions on comprend à peu près l'ensemble des discussions scientifiques sur les projets de recherche à une phase où l'on est déconnecté. Le fameux bug de l'an 2000, mais en vrai ! Là, il devient nécessaire de mettre à jour le système avec un nouveau logiciel qui va booster la machine. Cette machine aurait pu continuer sans trop se compliquer la vie jusqu'en 2037, date limite de validité avant mise à la retraite. Mais c'était sans compter sur l'arrivée de jeunes doctorant(e)s, scientifiques et post-doctorant(e)s qui vous donnent l'envie de progresser. Ils sont beaucoup à m'avoir donné cette envie. Ils sont très bons, un sacré niveau ! Trois m'ont surtout marqué. Je ne les citerai pas, mais je ferai juste référence à des anecdotes personnelles où ils comprendront que ce sont mes trois moteurs intellectuels :

- la première personne se reconnaîtra au souvenir d'avoir traversé toute une parcelle de vigne (celle du Lycée de Montagne au printemps 2013) pour voir un joli symptôme de "*Piafus merda*" ;
- la deuxième doit faire son dossier pour la bourse Irène Joliot Curie. Je ne suis pas le seul à lui dire chaque année car même la directrice d'EGFV est une fan d'elle ;
- la troisième est fan de modèles théoriques à partir de données simulées avec des $r = 0.99$! Elle ferait bien de modéliser les chances de l'ASM de devenir à nouveau champion de France. A mon avis, il y a une surdispersion dans les données du à un nombre incalculable de finales perdues. Je m'attends bien évidemment à une comparaison avec le modèle de l'UBB.

Pourquoi avoir travaillé sur *Drosophila suzukii* ? Tout simplement à cause d'un petit bonhomme barbu moustachu, fan des joueurs du stade Ernest Wallon, qui est allé me trouver cet insecte dans un piège alimentaire à tordeuses en 2011 dans le sauternais. Et voilà la conséquence : quatre ans de ma vie consacrés à cela ! Et il voudrait que l'on réitère cela pour la punaise diabolique...

J'ai effectué cette thèse dans l'UMR SAVE. Je ne pouvais rêver meilleur cadre. Passons le fait qu'étant agent permanent de cette unité je n'étais pas à 100% sur la thèse, bref normal sinon fallait aller ailleurs. Je remercie François Delmotte, qui a pris la direction de l'unité durant ma thèse, de m'avoir soutenu pour la poursuite de mon doctorat et autorisé la 4^e année. Je remercie également mes collègues de bureau, Isabelle, Jérôme et Sébastien pour leur compréhension et leur bonne humeur durant toute cette période intense de ma vie estudiantine. Je remercie les thésard(e)s pour m'avoir intégré à leur groupe de "jeunes" et leur aide ou encouragements. Notamment Noémie qui m'a fait passer à RStudio (après StatITCF, Splus, StatBox, SYSTAT et SAS...) et qui m'a pas mal aidé avec les codes R. Enfin, un grand merci à l'ensemble de l'unité car cette bonne ambiance est un de mes moteurs.

Etant passée par SAVE et ayant travaillé avec moi du temps de Biocontrol et surtout d'INVAPROTECT, je ne peux que remercier chaleureusement Delphine Binet qui m'a épaulé pour les relevés de pièges (casser la glace dans les pièges par -5°C en hiver...), les prélèvements de fruits sauvages ou de raisin et les déterminations. C'est bizarre, je ne voyais jamais les viticulteurs quand j'étais seul sur les parcelles contrairement à elle... Le hasard certainement.

Pour finir avec l'INRA(E), je dois quand même parler du passé, de mon époque en "Zoo". Une personne m'a beaucoup marqué. Cette personne a été mon chef lors de mon recrutement en 1993 jusqu'à la fin du millénaire dernier, c'est Jacques Stockel, mon premier directeur. On ne peut comprendre cela si l'on n'a pas été en "Zoo" à cette période là : une petite unité où tout fonctionnait comme une famille (avec des engueulades parfois, certes, mais aussi d'excellents moments) et un patriarche (directeur) et une matriarche (Pascale Pracros, son adjointe) qui supervisaient notre famille. Ce patriarche, qui m'a parfois recadré ou m'a fait criser plusieurs fois, m'a toujours soutenu. J'espère être à la hauteur des attentes qu'il a placé en moi.

Aux viticulteurs dans le libournais, merci encore pour votre participation à mon réseau de suivi de parcelles. Sans vous, point de données et de résultats. J'espère que ce travail pourra vous apporter des connaissances supplémentaires et vous aider dans la gestion de ce ravageur si particulier. Millésimement votre.

Enfin je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse pour avoir accepté mon invitation. Dans un contexte particulier où tout est chamboulé, la finalisation de cette thèse ne serait pas effective sans vous.

Bon le final, c'est pour ma famille. Passons les sempiternels "Je remercie mes parents de m'avoir conçu...". C'était il y a 1/2 siècle ! Là je ferai nouveau : je dédicace cette thèse à mes enfants (nombreux, j'ai le record de l'unité, mais j'en ai pas plein l'Entre-Deux-Mers mon cher Adrien) et à mon petit fils. Et oui, 2020 se résumera à l'année du Covid19, de mes 50 ans et de la naissance de Zayden... et de ma soutenance de thèse. Dans tout cela, je n'oublie pas Marie-Elisabeth qui a eu la patience de me supporter à la maison.

Liste des publications (en relation avec cette thèse)

A) Articles dans périodiques à comité de lecture

DELBAC L., BINET D., RUSCH A., THIERY D., 2020. Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes. *Basic Appl. Ecol.* **48**, 83-91.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 2020. Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomol. Gen.* **40**, 285-295.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 202x. Role of nutritive resources on the population levels of *Drosophila suzukii* in vineyards. En préparation.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 202x. The vine and invasive species, a long history. En préparation.

B) Articles dans périodiques sans comité de lecture

BINET D., HOMMAY G., REINBOLD C., TOLLE P., HERRBACH E., **DELBAC L.**, RUSCH A., THIÉRY D., 2018. La drosophile asiatique (*Drosophila suzukii*) dans le vignoble alsacien. Résultats d'une année de piégeage 2017-2018. *Vins Alsace* **10**, 8-11.

DELBAC L., BINET D., RUSCH A., GAUDIN J., HOMMAY G., REINBOLD C., HERRBACH E., THIÉRY D., 2018. *Drosophila suzukii* dans le vignoble bordelais : état de la situation depuis sa découverte. *Union Girondine Vins Bordx.* **1155**, 40-43.

LAVEAU E., ROUZES R., VERPY A., GIL F., DHABIT M., LAUNES S., **DELBAC L.**, 2016. *Drosophila suzukii* au vignoble : quoi de neuf en 2015 ? *Union Girondine Vins Bordx.* **1130**, 53-59.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 2021. Dernières connaissances sur *Drosophila suzukii*. *Union Girondine Vins Bordx.* En préparation.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 2021. *Drosophila suzukii*. *IVES Techn. Rev. Vine Wine.* En préparation.

C) Congrès internationaux avec ou sans proceedings

DELBAC L., RUSCH A., BINET D., THIERY D., 2018. Role of host plant distribution at the landscape level on *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) colonization in vineyards. In Abstract Booklet Talks Posters SFEcologie2018 (Rennes, France: Société Française d'Ecologie et d'Evolution), p.662.

DELBAC L., ROUZES R., RUSCH A., THIÉRY D., 2017. Geographical area extension of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Bordeaux vineyards. *IOBCwrps Bull.* **128**, 28-36.

D) Congrès nationaux avec ou sans proceedings

DELBAC L., BINET D., THIERY D., RUSCH A., GAUDIN J., HOMMAY G., REINBOLD C., HERRBACH E., 2017. Effet du paysage et du cépage sur *Drosophila suzukii* dans deux cas d'étude : vignobles bordelais et alsacien. Colloque intermédiaire transfontalier INTERREG V Rhin supérieur - InvaProtect, Ste-Croix-en-Plaine, 09 novembre 2017.

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 2016. Effet de la fragmentation spatiotemporelle des ressources dans l'environnement viticole sur *Drosophila suzukii*. Journées *Drosophila suzukii* du CTIFL, Balandran, 1-2 décembre 2016.

BINET D., HOMMAY G., REINBOLD C., BOCHET N., HERRBACH E., THIERY D., GAUDIN J., **DELBAC L.**, RUSCH A., 2016. Ecologie et dynamique de populations de *Drosophila suzukii* dans deux régions viticoles françaises et potentiel de vexion de la pourriture acide en fonction de sa plante hôte d'origine. Journées *Drosophila suzukii* du CTIFL, Balandran, 1-2 décembre 2016.

TABLE DES MATIERES

Préambule	1
I. Le paysage, un élément important en écologie et en agriculture	3
I 1. Définition d'un paysage	3
I 1 a. Les différents habitats du paysage	4
I 1 b. L'étude d'un paysage	4
I 1 c. L'effet du paysage sur les organismes	6
I 2. Disponibilité des ressources et dynamique des populations	7
I 2 a. La notion de ressource	7
I 2 b. Les déplacements des animaux en lien avec les ressources	8
I 2 c. L'effet de la continuité temporelle des ressources sur les insectes	11
I 3. Interaction entre paysage et agrosystèmes	12
I 3 a. Les contextes paysagers et la biodiversité	12
I 3 b. L'évolution du paysage agricole	14
I 3 c. L'effet de bordure, une conséquence de l'évolution du paysage agricole	15
II. La vigne, un paysage particulier : cas du vignoble bordelais	18
II 1. Histoire de la culture de la vigne à Bordeaux	18
II 2. Evolution dans le temps des problèmes sanitaires de la vigne à Bordeaux	19
II 3. Effet du paysage sur les problématiques sanitaires viticoles	22
III. <i>Drosophila suzukii</i>, une drosophile invasive dans le vignoble	25
III 1. Généralités sur les drosophiles	25
III 1 a. Le cycle biologique des drosophiles	25
III 1 b. Le régime alimentaire des larves	26
III 1 c. L'effet du paysage sur les drosophilides	27
III 2. <i>Drosophila suzukii</i>, une espèce particulière	27
III 2 a. La classification de l'insecte	27
III 2 b. La biologie de l'insecte	28
III 2 c. Les risques sanitaires de l'insecte pour les cultures	31
III 2 d. L'effet du paysage sur les populations de <i>Drosophila suzukii</i>	31
III 2 e. La surveillance des populations	32
III 2 f. Les méthodes de contrôle	33
III 3. La vigne et <i>Drosophila suzukii</i>	34
III 3 a. La problématique des drosophiles dans l'histoire de la viticulture	34
III 3 b. L'arrivée de <i>Drosophila suzukii</i> dans le vignoble bordelais	35
III 3 c. Les méthodes de gestion au vignoble	36
IV. OBJECTIFS ET DEMARCHE GENERALE DE LA THESE	39
IV 1. Manques de connaissances, enjeux et démarche	39
IV 2. Objectifs des chapitres	41

METHODES	43
I. DISPOSITIF EXPERIMENTAL	45
II. OBSERVATIONS, MESURES ET PRELEVEMENTS REALISES	46
II 1. Détermination de la communauté des Drosophilidae dans les paysage viticoles bordelais	48
II 2. Identification de la succession des différentes plantes hôtes à <i>Drosophila suzukii</i> dans les paysages viticoles du bordelais	48
II 3. Distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires et niveaux de populations de <i>Drosophila suzukii</i> en vignoble bordelais	48
CHAPITRE 1 : Communauté des Drosophilidae et paysage viticole	49
I 1. Description de l'étude	51
I 2. Participation de Lionel Delbac	51
I 3. Historique de l'article publié dans " <i>Basic and Applied Ecology</i> "	51
I 4. Résumé de l'article	52
I 5. Version "preprint" telle qu'acceptée par <i>BAAE</i>	53
CHAPITRE 2 : Succession des différentes plantes hôtes à <i>Drosophila suzukii</i> dans les paysages viticoles du bordelais	71
II 1. Description de l'étude	73
II 2. Participation de Lionel Delbac	74
II 3. Historique de l'article publié dans " <i>Entomologia Generalis</i> "	74
II 4. Résumé de l'article	75
II 5. Version "preprint" telle qu'acceptée par " <i>Entomologia Generalis</i> "	77
CHAPITRE 3 : Analyse des effets de la distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires sur les niveaux de populations de <i>Drosophila suzukii</i> en vigne	87
III 1. Description de l'étude	89
III 2. Participation de Lionel Delbac	89
III 3. Historique de l'article en préparation	89
III 4. Résumé de l'article	89
III 5. Version en préparation	91
DISCUSSION GENERALE	109
I. BILAN DES CONNAISSANCES PRODUITES DANS CE TRAVAIL	111
I 1. Communauté des Drosophilidae au vignoble	112
I 1 a. L'effet des ressources intra et extra-parcellaires sur cette communauté	112
I 1 b. L'effet du paysage sur cette communauté	115
I 2. Dynamique temporelle de <i>Drosophila suzukii</i> sur les différentes espèces hôtes du paysage viticole	115

I 3. La proportion d'habitats semi-naturels, un indicateur pertinent pour prédire les niveaux de populations d'adultes de <i>Drosophila suzukii</i>	117
II. LIMITES DU TRAVAIL REALISE	119
III. PERSPECTIVES DU TRAVAIL	120
III 1. Quel est l'état physiologique des femelles capturées ?	120
III 2. Le paysage viticole influence t'il les caractéristiques des drosophiles capturées ?	120
III 3. Quel est l'évolution des autres invasions biologiques dans la communauté des <i>Drosophilidae</i> viticoles ?	121
IV. CONCLUSIONS GENERALES	123
REFERENCES	125
ANNEXES	143
Annexe 1 : Vigne et espèces invasives, une longue histoire	145
Annexe 2 : Delbac et al. (2020) Basic Appl. Ecol.	161
Annexe 3 : Delbac et al. (2020) Entomol. Gen.	163
Annexe 4 : Signalement des espèces de <i>Drosophilidae</i> du vignoble en France	165
Annexe 5 : Delbac et al. (2018) SF2E	167

Préambule

Cette thèse cherche à analyser les effets de la continuité/discontinuité temporelle des ressources végétales sur la dynamique des populations de Drosophilidae à l'échelle des paysages viticoles. Pour cela, ce travail s'est principalement appuyé sur le modèle *Drosophila suzukii*, espèce invasive récente dans le paysage viticole bordelais.

Les agrosystèmes sont des milieux particuliers, car anthropisés de manière plus ou moins intense selon les filières de production. C'est notamment le cas de la vigne, une culture pérenne, largement cultivée en monoculture à l'échelle mondiale. La zone d'expérimentation que nous avons retenue pour notre étude est localisée dans le libournais, une grande zone de l'est du vignoble de Bordeaux. Ce vignoble est caractéristique de la production viticole régionale : plusieurs milliers d'hectares concentrés et limités en bordure par l'extension urbaine croissante, des forêts de feuillus et de conifères plus ou moins cultivées et la Dordogne avec de nombreux étangs. Ce paysage viticole, comme tout paysage agricole, est fragmenté avec des îlots d'habitats semi-naturels qui servent autant de refuges que de lieux de concentration des ressources. Ces paysages façonnés par l'homme depuis des siècles vont affecter les déplacements des espèces végétales ou animales. Parmi les populations animales, les insectes vont eux s'adapter à ces contraintes et établir des communautés en fonction des habitats présents. Ces communautés peuvent être modifiées par l'introduction d'espèces invasives et exotiques. La vigne est un modèle intéressant pour étudier cela car c'est une culture qui a subi plusieurs phases d'invasions biologiques bien connues, tant au niveau entomologique que pathologique. L'impact de ces invasions biologiques a ainsi entraîné des changements majeurs pour cette culture. Depuis 1850, les pratiques culturales de la vigne ont été fortement modifiées, avec par exemple la replantation de tout le vignoble avec des portes greffes résistants au phylloxéra, et donc l'abandon de nombreuses variétés de vignes locales. On a assisté également à la mise en œuvre d'une protection phytosanitaire intense pour palier aux épidémies dévastatrices générées par certaines espèces invasives (mildiou, oïdium, eudémis...). Cette protection chimique effective depuis le milieu du XIX^{ème} siècle fait actuellement de la vigne une des cultures utilisant le plus les intrants phytosanitaires en France et en Europe.

Le modèle entomologique abordé durant ce travail concerne les drosophiles, modèle biologique bien connu, mais peu étudié en viticulture. La mouche du vinaigre accompagne les vendanges et la vinification depuis les temps anciens et est associée à la pourriture acide des grappes. Modèle de laboratoire par excellence, facile à élever et à cycle court, cette famille de Diptères est très peu étudiée en condition naturelle et à l'échelle de la communauté. Pour la culture de la vigne, aucune étude de ce genre n'a encore été conduite sur la communauté des drosophiles, qui regroupe des populations dont certaines espèces sont des ravageurs du raisin comme *Drosophila suzukii*. Cette espèce est venue compléter tout récemment la communauté de drosophiles de l'agrosystème viticole. *Drosophila suzukii* est une espèce exotique qui a été identifiée en Europe pour la première fois en Espagne et en Italie. Elle présente la particularité de perforer les fruits sains pour y pondre, ce qui représente une différence comportementale et écologique majeure par rapport aux autres espèces qui étaient présentes en Europe jusqu'alors. Cette nouvelle espèce, polyphage elle aussi, et s'attaquant préférentiellement à différents fruits 'rouges', s'est rapidement développée dans le paysage viticole. Dès lors de nombreuses interrogations sur son rôle de ravageur direct (par destruction de baies) ou indirect (en tant que précurseur de pourriture acide) sont apparues chez les viticulteurs et dans le milieu scientifique et technique. Comprendre la composition d'une

communauté et son évolution temporelle permet une meilleure compréhension de l'écosystème dans lequel celle-ci vit et le mode de fonctionnement de ce dernier. L'avancée des connaissances relatives à la communauté des drosophiles dans le paysage viticole devient alors nécessaire pour mieux comprendre et anticiper les variations dans le vignoble de populations comme celles de *D. suzukii*. On ne peut dissocier l'approche à l'échelle de la communauté de l'approche à l'échelle de la population. Il est donc nécessaire de mettre en œuvre des études scientifiques pour répondre aussi bien aux questionnements relatifs à la communauté des drosophiles que ceux relatifs à la population de *D. suzukii*.

Ce travail de thèse abordera ainsi comme objectifs scientifiques :

- 1) la caractérisation de la communauté des drosophiles du vignoble et l'effet de la composition du paysage sur celle-ci,
- 2) la détermination de la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur les différentes espèces de plantes hôtes présentes dans le paysage viticole,
- 3) la compréhension du rôle de la distribution spatiale et temporelle des ressources sur les niveaux de population de *D. suzukii* dans le vignoble.

I. Le paysage, un élément important en écologie et en agriculture

Les paramètres de composition et de configuration du paysage ont une influence sur les systèmes écologiques, et chaque paysage peut avoir des propriétés différentes (Pasimeni et al., 2019). Ainsi, par exemple, la majorité des études sur l'hétérogénéité de l'habitat montrent une corrélation positive avec la diversité des espèces animales (Tews et al., 2004). L'activité humaine a presque complètement transformé, érodé et fragmenté les paysages naturels existants, ne laissant qu'un nombre limité de zones naturelles, dans une matrice souvent fortement anthropisée (Pasimeni et al., 2019). Cette anthropisation est due à l'expansion de l'agriculture et son intensification, à la conversion des habitats naturels pérennes en parcelles cultivées, aux pratiques culturales (par exemple le brulis, le travail du sol et la rotation des cultures) en plus des autres actions comme le développement urbain, routier et industriel (Dobson et al., 1997; Pasimeni et al., 2019; Tscharrntke et al., 2005a). On estime à près de 43% de la surface terrestre qui a ainsi été convertie à des fins anthropiques (Barnosky et al., 2012). Plusieurs cultures (e.g., riz en Asie, blé en Europe de l'ouest) ont atteint leur plateau de rendement ou leurs gains de rendement diminuent (Grassini et al., 2013). Ce phénomène, couplé à la flambée des prix de certaines denrées alimentaires, entraîne la conversion des terres sauvages en exploitations agricoles à l'échelle planétaire (Cassman and Grassini, 2020). Ces changements environnementaux anthropiques génèrent une perte d'habitat pour de nombreux organismes vivants, ce qui se traduit par la crise actuelle d'extinction des espèces et de perte de la biodiversité (Fahrig, 2003; Foley et al., 2005; Rockström et al., 2009; Tilman et al., 1994). Ces processus entraînent une diminution de la taille des populations et un risque croissant d'extinction de nombreuses espèces terrestres (Tittensor et al., 2014), affectent le fonctionnement des communautés (Fahrig, 2003) et favorisent la propagation des espèces invasives (González-Moreno et al., 2014; Harper et al., 2005; La Morgia et al., 2011). Bien que les études divergent sur l'effet sur les abondances, de nombreux ravageurs des cultures et leurs ennemis naturels tirent profit des habitats non cultivés avoisinants les cultures (Karp et al., 2018). Cependant, l'impact de la continuité temporelle des ressources sur les dynamiques de ces populations d'insectes restent peu connu.

I 1. Définition d'un paysage

Le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques supérieur à l'écosystème caractérisé par son hétérogénéité et sa dynamique gouvernée par les activités humaines (Burel and Baudry, 1999). C'est un espace qui est spatialement hétérogène en ce qui concerne au moins un facteur d'intérêt (Turner et al., 2001). Il se définit aussi comme une mosaïque spatiale (ou de patches) d'habitats ou composantes biophysiques et socio-économiques en interaction (Wu, 2019). Un patch peut être défini comme une surface relativement homogène qui se distingue de son environnement par sa nature ou son apparence à une échelle donnée (Hamilton, 2017; Pasimeni et al., 2019; Wu, 2019). L'ensemble des patches constitue, à une échelle donnée, la mosaïque du paysage (Pasimeni et al., 2019). On distingue ainsi un biome ou une bio-région qui est un vaste paysage avec des conditions écologiques globales caractéristiques. Un biome peut être convenablement décrit par la physionomie générale du paysage (e.g. désert, taïga, savane...) (Zwick, 2003). A échelle plus fine, on distingue les paysages de types forestiers, urbanisés, de milieu humide, désertique, de prairie (Wu, 2019). L'écologie du paysage va représenter la science qui étudie l'interaction entre les structures spatiales que sont les paysages et les processus écologiques (Burel and Baudry, 1999), c'est-à-dire les causes et les conséquences de l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles (Turner et al., 2001).

I 1 a. Les différents habitats du paysage

L'habitat désigne une zone qui peut être utilisée par un organisme particulier pour assurer sa survie et/ou sa reproduction (Stamps, 2008). Il peut être étudié à différentes échelles spatiales, allant des microhabitats qui contiennent les facteurs dont un individu a besoin pour mener une activité particulière (par exemple, la recherche de nourriture ou la reproduction), aux macrohabitats qui contiennent tous les facteurs nécessaires pour soutenir une population d'un organisme donné. On distingue ainsi différents types d'habitats (par exemple forestier, prairie, urbain...) qui ont chacun leurs caractéristiques (Rust, 2003; Tschardtke et al., 2003; Wood and Storer, 2003). Ils constituent des environnements et des niches écologiques vraiment particuliers. Par exemple, dans les îlots urbains la température enregistrée est jusqu'à 10°C supérieure à celle de la végétation de l'écosystème avoisinant (Arnfield, 2003).

Un habitat approprié est une zone qui contient les facteurs (biotiques ou abiotiques) qui déterminent si cette zone peut être utilisée par les membres d'une population. Cet habitat peut rester vide jusqu'à ce qu'il soit colonisé naturellement (par dispersion) (Stamps, 2008). Ces habitats peuvent être sélectionnés par les organismes (Hamilton, 2017; Stamps, 2008). Ce choix est ainsi réalisé parmi des patchs ou des habitats qui diffèrent par une ou plusieurs variables telles que la disponibilité de la nourriture ou le risque de prédation, qui influencent la fitness de l'organisme (Hamilton, 2017). Cette sélection sera plus importante pour les organismes qui ont des capacités de déplacement élevées comme les animaux mobiles (Stamps, 2008).

I 1 b. L'étude d'un paysage

L'analyse de la complexité du paysage dans des cercles imbriqués d'une centaine à des milliers de mètres de diamètre permet de déterminer quelle échelle spatiale est susceptible d'influencer les populations (Tschardtke et al., 2005a). Selon la taille fixée du diamètre de ces cercles, le calcul des composantes est différent (Fig. 1). La dimension de ces cercles varie aussi selon les espèces. Cette étendue spatiale, appelée échelle de l'effet (ou étendue spatiale), sera celle où la structure du paysage prédira le mieux la réponse de la population (Jackson and Fahrig, 2012). Par exemple les études sont menées sur des échelles variant d'une dizaine de mètres à une dizaine de km pour les invertébrés. Toutefois une utilisation d'échelle spatiale inadaptée peut conduire à un conclusion erronée sur l'effet du paysage (Jackson and Fahrig, 2015). Beaucoup de facteurs peuvent rentrer en jeu et il n'est pas évident de déterminer avec précision cette échelle d'effet (Miguet et al., 2016). Empiriquement, les capacités de dispersion des espèces sont prises en compte pour définir les rayons de paysage à étudier (Jackson and Fahrig, 2012). Il faut également tenir compte du grain, c'est à dire le plus haut niveau de résolution spatiale possible dans un ensemble de données (Turner et al., 2001), qui peut influencer l'échelle d'effet (Jackson and Fahrig, 2015). La taille du grain est la plus petite échelle à laquelle un organisme reconnaît l'hétérogénéité spatiale (Baguette and Van Dyck, 2007).

L'étude du paysage va nécessiter des informations spatiales qui sont issues de la prospection sur le terrain, de photographies aériennes et de la télédétection par satellite (Wu, 2019). Le calcul de métriques décrivant pour les patchs la composition (lesquels et où sont-ils ? soit la variété et l'abondance des types de patchs) et/ou les propriétés de configuration (comment sont-ils arrangés ? soit leur distribution physique ou spatiale) vont ainsi être réalisés (Dunning et al., 1992; Pasimeni et al., 2019) (Fig. 2).

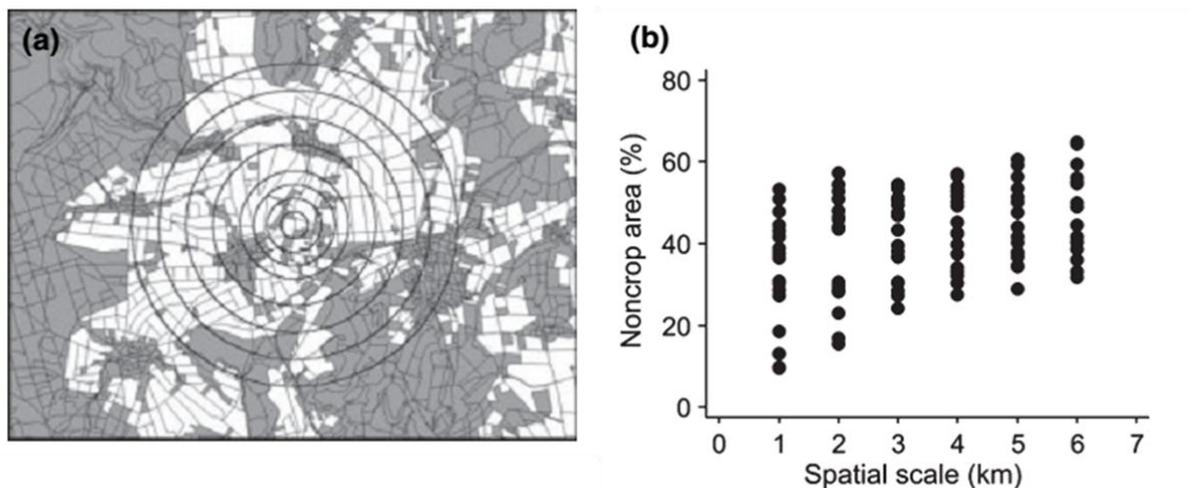


Figure 1 : Contexte paysager dans les agroécosystèmes : (a) Secteur paysager montrant des cercles imbriqués de 500 à 6000 m de diamètre autour d'un point central, définissant différentes échelles spatiales qui peuvent influencer les populations ; b) Evolution de la surface non cultivée (superficie non convertie en champs arables) en fonction d'un diamètre croissant du secteur du paysage et dans chaque diamètre, montrant la grande variation au sein et entre les échelles spatiales (d'après (Tschamtkke et al., 2005)).

Ces 2 approches sont utiles pour décrire comment le paysage affecte les processus au niveau des populations d'organismes (Dunning et al., 1992). On va ainsi calculer des indicateurs paysagers de type:

- composition = on y trouve la quantité d'habitats dans un paysage exprimé par le calcul du pourcentage de patches d'un habitat donné dans le paysage (McGarigal and Marks, 1995). Cette mesure est importante pour évaluer les effets de la couverture et de l'utilisation des terres sur la biodiversité et les services écosystémiques (Spiesman et al., 2020). Il existe d'autres indicateurs comme le nombre de type de patches, le nombre de points de patches... (McGarigal and Marks, 1995). Certains indicateurs sont des mesures d'hétérogénéité de la composition, avec notamment la diversité de l'occupation des sols (Gámez-Virués et al., 2015) ou l'hétérogénéité de composition contrastée (Plečaš et al., 2014).

- configuration = on y regroupe des mesures de distances avec la somme des longueurs de bordures par type de patch ou la distance moyenne du plus proche voisin (McGarigal and Marks, 1995). On peut aussi calculer des indices basés sur des moyennes, telle la taille moyenne des parcelles dans le paysage environnant (Gámez-Virués et al., 2015) ou la distance euclidienne moyenne entre la bordure et tous les patches (Mühlner et al., 2010). Des indicateurs de coûts peuvent également être calculés comme la valeur de moindre coût au patch le plus favorable ou la moyenne des coûts avec l'ensemble des patches (Mühlner et al., 2010).

Ces indicateurs seront utilisés par la suite pour répondre à des questions de recherche : comment la nature du paysage influe-t-elle la propagation de perturbations, telles que les infestations de ravageurs, les maladies et les espèces invasives (Wu, 2019).

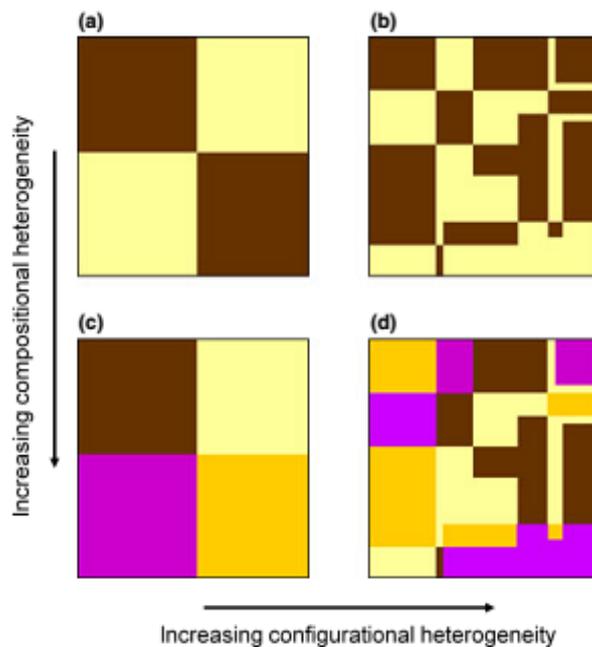


Figure 2 : Illustration des deux grands axes de l'hétérogénéité spatiale : hétérogénéité de composition et/ou de configuration. Chaque grand carré est un paysage et les différentes couleurs représentent les différents types de couverture au sein des paysages. L'hétérogénéité de la composition augmente avec le nombre croissant et/ou l'uniformité des types de couverture. L'hétérogénéité de la configuration augmente avec la complexité croissante du schéma spatial (D'après (Fahrig et al., 2011)).

I 1 c. L'effet du paysage sur les organismes

Les organismes sont généralement regroupés et limités aux habitats répondant aux exigences écologiques particulières de l'espèce. Les facteurs abiotiques ou la présence de plantes hôtes ou de nourritures particulières, mais aussi l'absence de prédateurs, de parasites, de concurrents et autres, peuvent être importants pour déterminer leur présence (Zwick, 2003). Les animaux vont ainsi se déplacer d'habitat en habitat. Chez ceux-ci, les différentes fonctions de mouvement sont liées à la survie et à la reproduction. Le risque principal durant le mouvement est alors la mortalité. Néanmoins les espèces qui évoluent dans un paysage avec une forte couverture d'habitat devraient connaître relativement moins de risques lors de leurs déplacements puisque la plupart de leurs déplacements se font à l'intérieur d'un même habitat (Fahrig, 2007). L'homogénéisation de l'habitat facilite donc la propagation d'une population dans les paysages (Schowalter, 2016), contrairement aux patches d'habitats non adaptés qui peuvent l'interrompre (Onstad et al., 2003).

L'accroissement des surfaces d'habitats a tendance à faire augmenter la biodiversité, c'est notamment le cas des grandes surfaces d'eau qui hébergent une diversité élevée d'insectes aquatiques (Paradise, 2004). Chez les oiseaux, le contexte paysager aussi est primordial car une forte proportion de forêts a tendance à être plus riche en espèces (Pithon et al., 2016). C'est aussi le cas chez les insectes où les papillons sont plus divers dans les patches d'habitats plus grands. En effet, les espèces de papillons généralistes colonisent toutes les tailles de patches contrairement à celles spécialistes qui évitent les patches petits en faveur de ceux plus grands (Summerville et al., 2002). On peut assimiler cela à la théorie de la "Biogéographie des îles" pour laquelle la diversité en espèces dépend de la taille de l'île (MacArthur and Wilson, 1967).

L'instabilité de l'habitat a aussi un impact important sur les organismes. Notamment, la gestion des forêts a un effet sur la richesse spécifique totale, avec une valeur supérieure dans celles qui sont non gérées (Paillet et al., 2010). L'instabilité générée peut réduire la diversité aux seules espèces tolérantes aux perturbations ou aux modifications des conditions après la perturbation. Les animaux du sol dans les prairies sont de bons exemples car ils sont affectés différemment par les contraintes anthropiques selon leur taxinomie, avec les oribates qui sont très affectés contrairement aux collemboles et aux mésostigmatés (Cole et al., 2008).

I 2. Disponibilité des ressources et dynamique des populations

Les animaux ont des besoins importants d'habitats différents et ils se déplacent pour plusieurs raisons, pour acquérir de ressources, pour fuir les prédateurs ou les autres agents de mortalité, pour éviter la compétition (*e.g.* dispersion des naissances), et pour être près de leurs congénères pour l'accouplement et les autres interactions sociales (attraction conspécifique) (Fahrig, 2007; Tews et al., 2004). La stratégie de recherche de nourriture représente un compromis entre les coûts (en termes de croissance et de survie réduites) de la recherche, de l'alimentation avec des aliments moins adaptés et de l'exposition aux prédateurs (McArthur et al., 2014). Les herbivores sont eux rarement limités sur le plan alimentaire, ils semblent le plus souvent soumis à la prédation, et ils ne sont donc pas susceptibles de rivaliser pour les ressources communes (Hairston et al., 1960). C'est parmi ces herbivores que l'on trouve la coexistence sans preuve de compétition pour les ressources. On peut les assimiler à une guilda, soit un groupe d'espèces qui exploite la même classe de ressources environnementales dans un but similaire, ou simplement qui désigne communément les espèces ayant des chevauchements d'exigences en matière de ressources (Simberloff and Dayan, 1991).

I 2 a. La notion de ressource

Une ressource se définit comme toute substance ou facteur qui peut entraîner une augmentation des taux de croissance à mesure que sa disponibilité dans l'environnement augmente et qui est consommée par un organisme (Tilman, 1982). On trouve par exemple les espaces ouverts, les sites physiques favorables, la nourriture. Contrairement à ce qui est non consommable comme les facteurs physiques ou biologiques. C'est une structure clé, c'est à dire une structure spatiale qui fournit une alimentation, des abris ou des "biens et services" cruciaux pour les espèces. Un retrait de cette structure réduirait significativement la diversité animale (Tews et al., 2004). Cette ressource exerce une force de régulation dite "Bottom up" ou ascendante sur les populations d'animaux ou autres (Hunter et al., 1997; Pace and Cole, 1994). Par exemple la complexité de l'architecture des plantes individuelles ou du couvert végétal peut affecter la diversité de la faune associée (Lawton, 1983). Cette force de régulation est différente de celle dite "Top-down" ou descendante qui est exercée par la prédation.

On distingue 2 types de ressources (Dunning et al., 1992) :

- celles non substituables (la recherche de nourriture, les sites d'hivernation, les sites de reproduction) qui sont nécessaires durant le cycle de vie d'une espèce,
- celles substituables (ressources identiques ou similaires), souvent ce sont des ressources nutritives de différentes qualités.

Quand les ressources sont limitées, la compétition intraspécifique empêche la croissance d'une population au-delà de la capacité de charge de l'habitat. La compétition intraspécifique se produit lorsqu'au moins deux espèces sont en concurrence pour la même ressource (Elkinton, 2003).

Si les ressources adéquates deviennent plus abondantes, la découverte des ressources deviendra plus facile et les populations qui en dépendent augmenteront (Schowalter, 2016). Ainsi une ressource limitée qui devient plus abondante, permet aux espèces associées de le devenir aussi, jusqu'à ce que certains autres facteurs deviennent limitant (Cole et al., 2008; Siemann, 1998). Par exemple, les plantations intensives de monocultures agricoles ou sylvicoles (hôtes) établissent les conditions nécessaires pour que certaines espèces (ravageurs) atteignent des niveaux de populations épidémiques dans l'ensemble du paysage, en réduisant la disponibilité des ressources partagées avec d'autres espèces mais en fournissant des ressources en tant que proies pour les prédateurs (Polis et al., 1997).

I 2 b. Les déplacements des animaux en lien avec les ressources

Le mode de dispersion des organismes détermine leur accès à de nouveaux habitats, à des ressources et des environnements appropriés, à l'accouplement, aux abris, et la possibilité d'échapper à des conditions environnementales défavorables (Moretti et al., 2017). Cette forme de dispersion est une forme de mouvement actif qu'un animal utilise pour se déplacer d'un endroit à un autre. La capacité de voler contribue ainsi énormément à la capacité des insectes à se disperser (Schowalter, 2016).

Chez les animaux, notamment les insectes, le déplacement est fonction des ressources et se résume à deux grandes catégories (Dingle, 2003) :

- fonction des ressources et/ou un domaine de vie, soit pour le maintien dans les lieux en effectuant la recherche de ressources (alimentaires, abris, reproductives), la communication et le comportement territorial, ou soit pour l'exploration d'un nouveau territoire pour laquelle la réponse aux ressources est facultative ;

- non fonction d'une ressource ou d'un domaine de vie, mouvement non distrait avec une cessation amorcée par le mouvement lui-même. C'est la migration, pour laquelle les apports sensoriels des ressources n'arrêtent pas le mouvement car les réponses aux ressources sont supprimées ou suspendues ou du moins minimisées durant celle-ci.

Comme les ressources sont distribuées en patchs, les déplacements des animaux entre les patchs sont de quatre types (Taylor et al., 1993), correspondant aux processus écologiques agissant à l'échelle du paysage (Dunning et al., 1992). Ces processus sont une notion de distance contrebalancée par la connectivité du paysage. Cette connectivité détermine la capacité de l'animal à atteindre les patchs de ressources ou à faire un mouvement d'un point à un autre (Taylor et al., 1993), et sous-tend la capacité du paysage à faciliter ou entraver le mouvement entre les patchs de ressources (Fagan et al., 1999). Elle peut être envisagée sous deux angles : la connectivité structurelle (liée à la configuration spatiale des parcelles d'habitat dans le paysage, comme la proximité ou la présence de barrières) et la connectivité fonctionnelle (où manière dont le comportement d'un organisme disperseur est affecté par la structure et les éléments du paysage) (Baguette and Van Dyck, 2007). Cette connectivité fonctionnelle peut se résumer à la capacité d'un paysage à être traversé par un organisme (With et al., 1999). Elle inclue deux composantes (Stevens et al., 2004; Wiens et al., 1997) : a) la viscosité ou résistance du patch qui est le degré d'entrave ou de stimulation

des individus à se déplacer, et b) la perméabilité des frontières qui est la probabilité de franchir une frontière entre deux composantes du paysage.

Ainsi, les animaux se déplacent pour :

1) Acquérir un ensemble complet de ressources pour répondre à leurs besoins = principe de complémentation du paysage.

Pour une espèce animale qui a besoin de ressources non-substituables pour son cycle de vie, si celles-ci sont réparties dans différents patchs, plus ces patchs sont proches, plus les zones abritent des individus de cette espèce (Fig. 3) (Dunning et al., 1992). Si la connectivité est plus élevée dans ces régions, les animaux de ces zones pourront accéder plus facilement aux patchs et pourront ainsi compléter leurs besoins en ressources plus facilement (Taylor et al., 1993).

Le terme "complémentation du paysage" décrit la mesure dans laquelle la structure du paysage facilite le mouvement entre (ou l'accès à) différents types d'habitat requis (Dunning et al., 1992). La complémentation des ressources, elle, fait référence à l'utilisation des ressources par un individu à une échelle spatiale fine (Tilman, 1982).

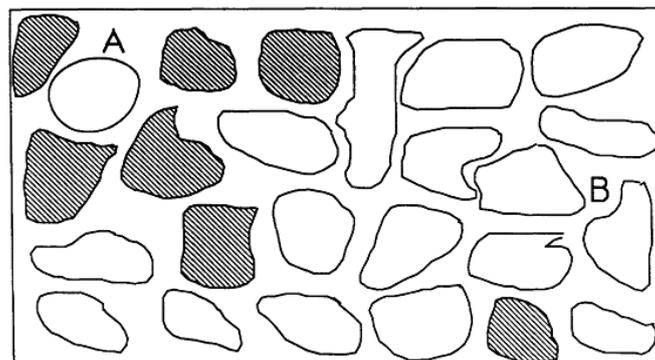


Figure 3 : Principe de complémentation du paysage. Une espèce a besoin de ressources non substituables qui se trouvent dans deux habitats (ombragé et ouvert). Les régions du paysage où les deux habitats sont relativement proches (zone A) abriteront plus d'individus que les régions où un habitat est relativement rare (zone B) (D'après (Dunning et al., 1992)).

2) Compléter les ressources existantes avec celles des patchs supplémentaires = principe de supplémentation du paysage.

Les individus d'une zone donnée sont plus à même de pouvoir combler leurs besoins en ressources substituables s'ils sont entourés de patchs de ce type de ressources (Fig. 4) (Dunning et al., 1992). Néanmoins, si la zone autour de ces individus a une connectivité plus élevée malgré le faible nombre de patchs ressources différentes, les animaux de cette zone peuvent accéder à d'autres parcelles plus facilement que les animaux d'une zone certes avec beaucoup de patchs de ressources différentes autour mais moins accessibles (Taylor et al., 1993).

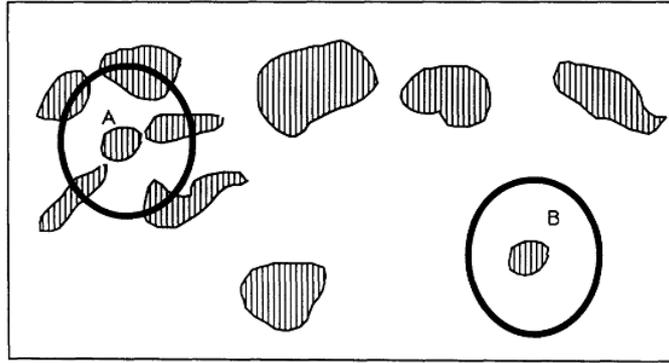


Figure 4 : Principe de supplémentation du paysage. Une espèce a besoin des ressources qui se trouvent dans les parcelles d'habitat ombragées. Les parcelles A et B sont trop petites pour soutenir des populations à elles seules. Cependant, la parcelle A peut soutenir une population si les individus peuvent compléter leurs niveaux de ressources en se déplaçant vers des parcelles fournissant des ressources identiques ou similaires, à condition que ces parcelles se trouvent dans une partie accessible du paysage local (ovale foncé) (D'après (Dunning et al., 1992)).

3) Maintenir les populations de puits depuis les sources = principe de source-puits.

Un patch riche en individus (source) peut générer un excédant d'individus qui permet le maintien de la population locale d'un patch pauvre (puits), déficitaire en individus grâce aux individus disperseurs issus de la source (Fig. 5) (Dunning et al., 1992). Toutefois, un puits facilement accessible à partir d'une ou plusieurs sources peut contenir plus d'animaux qu'un puits mal connecté. De même, une source mal connectée génèrera moins d'individus vers le puits qu'une source bien connectée. La recolonisation des patches peut être retardée en raison de l'incapacité des animaux à atteindre les patches, et non parce que les patches sont inadaptés (Taylor et al., 1993). Ce concept souligne que la dispersion permet à certaines populations de persister, ce qui ne serait pas possible en l'absence de dispersion (Gundersen et al., 2001).

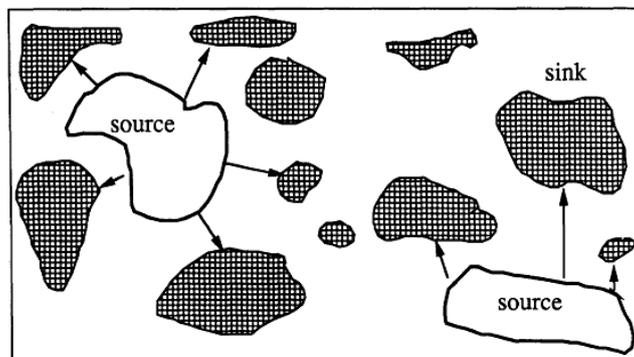


Figure 5 : Principe de sources et puits. L'espèce occupe deux types d'habitat : un type de parcelle riche (source = "source" : parcelles ouvertes) capable de produire un excès d'individus, et un type de parcelle pauvre (puits = "sink": parcelles ombragées) qui ne produit pas assez d'individus pour maintenir la population locale. Les populations dans les zones de puits dépendent de disperseurs (flèches) provenant de sources proches (D'après (Dunning et al., 1992)).

4) Se concentrer en cas de perméabilité des frontières entre les patches contigus = principe de l'effet de voisinage.

L'abondance d'une espèce dans un patch particulier peut être plus fortement affectée par les caractéristiques des zones contiguës que par celles des zones plus éloignées du paysage considéré. En effet, les ressources de ces zones contiguës sont généralement plus accessibles que celles de zones plus éloignées (Fig. 6) (Dunning et al., 1992). La capacité d'un organisme à utiliser les ressources des patches adjacents dépend de la nature de la bordure entre les patches, de la forme et

de la taille du patch lui-même. Mais une zone éloignée dans un paysage à forte connectivité exercera des effets de voisinage plus importants qu'une zone plus proche dans un paysage à faible connectivité. Lorsque la connectivité est nulle, le voisinage est limité à la zone focale elle-même (Taylor et al., 1993).

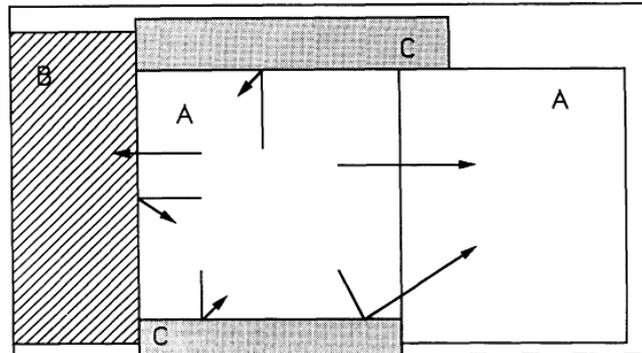


Figure 6 : Principe d'effets de voisinage. Les effets de frontière sont un type d'effet de voisinage. Les individus disperseurs (flèches) de la zone centrale du type d'habitat A se déplacent dans les zones voisines si les limites sont perméables (Habitat A) ou semi-perméables (Habitat B). Les disperseurs ne peuvent pas coloniser l'habitat C, dont la limite est imperméable. (D'après (Dunning et al., 1992)).

I 2 c. L'effet de la continuité temporelle des ressources sur les insectes

Les processus évoqués précédemment sont des processus spatiaux essentiellement et ne considèrent pas explicitement la dimension temporelle. La prise en compte de la continuité temporelle des ressources sur les dynamiques de populations et de communautés reste assez théorique (Schellhorn et al., 2015). Une rupture de cette continuité peut avoir un impact sur la densité des populations d'une espèce donnée. Ces auteurs théorisent ainsi 3 scénarii de configuration des ressources dans le paysage pouvant impacter les individus (Fig. 7) : la continuité dans le temps, le goulot d'étranglement à une date donnée ou une interruption prolongée.

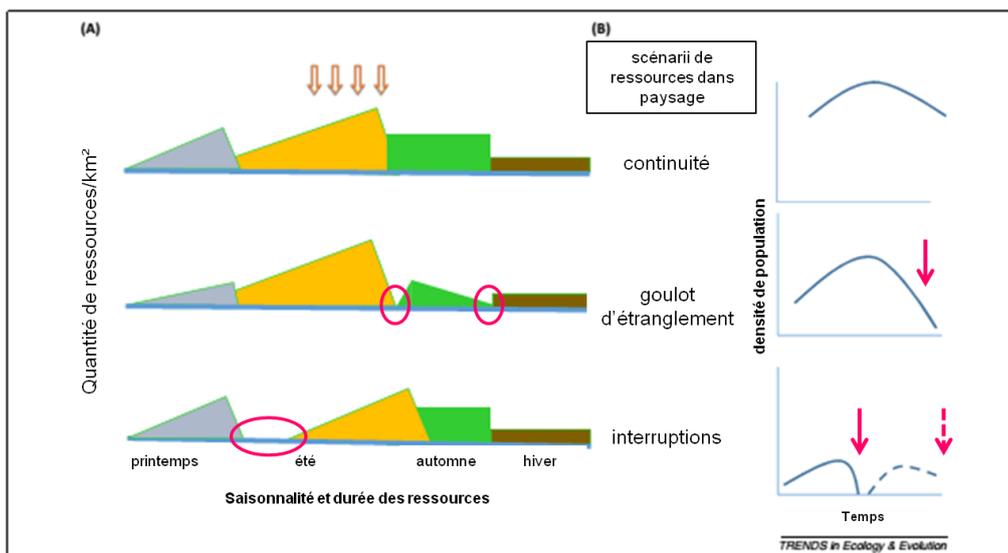


Figure 7 : Les 3 scénarii de configuration des ressources dans le paysage pouvant impacter les densités de populations des individus (d'après (Schellhorn et al., 2015)).

Les différences dans la composition des habitats entre les paysages peuvent donner des modèles temporels différents de disponibilité des ressources pour les individus mobiles (Spiesman et al., 2020). Dans le cas des ressources qui émergent de façon asynchrone dans des parcelles d'habitats différents, cela crée un ensemble de patches temporairement complémentaires qui réduisent les déficits de ressources et entraîne un approvisionnement continu de ressources à l'échelle du paysage pour les espèces mobiles. Ce processus peut être qualifié de "Complémentation temporaire des ressources". La dimension temporelle complexe de la disponibilité des ressources peut avoir des conséquences sur la dynamique des populations d'espèces. Pour les espèces généralistes avec une variation temporelle plus faible des ressources basales, on note une augmentation de l'abondance à l'échelle du paysage. Les espèces généralistes bénéficient davantage de la complémentarité des ressources temporelles de l'habitat que celles spécialistes. Cela est possible si ces espèces généralistes mobiles peuvent utiliser plusieurs types de ressources qui apparaissent dans différents endroits au cours de la saison.

Les études sur les processus de complémentarité temporelle des ressources ont été surtout réalisées sur les insectes utiles (Spiesman et al., 2020), dont les pollinisateurs. Ces insectes utiles sont des fournisseurs d'un des services de régulation clés (Gutierrez-Arellano and Mulligan, 2018), la pollinisation qui a un effet direct sur le bien-être économique (Lyons et al., 2005). On lui attribue ainsi le terme de "service écosystémique" (Daily, 1997). Les insectes pollinisateurs s'alimentent à l'échelle du paysage et dépendent de ressources florales très variables dans l'espace et le temps (Frankl et al., 2005). C'est notamment le cas des abeilles sauvages (Mallinger et al., 2016; Mandelik et al., 2012). En effet, les abeilles sauvages peuvent bénéficier de l'existence des ressources florales temporaires asynchrones dans les paysages hétérogènes (Mallinger et al., 2016; Mandelik et al., 2012). La variation temporelle de la floraison est un estimateur important qui explique la disponibilité des ressources florales dans les milieux semi-naturels (Szigeti et al., 2016). Les changements anthropogéniques de l'utilisation des terres peut diversifier les paysages en créant des habitats complémentaires qui maintiennent la continuité et la diversité des ressources globales pour ces pollinisateurs (Mallinger et al., 2016).

I 3. Interactions entre le paysage et les agrosystèmes

La conversion des habitats naturels est le principal impact de l'homme sur l'environnement naturel (Dobson et al., 1997). Cette évolution du contexte paysager peut affecter les assemblages de communautés et donc la dynamique de la biodiversité. Dans le cas des paysages agricoles, il a été démontré qu'il y a beaucoup d'échanges d'arthropodes entre les habitats cultivés et ceux non cultivés, naturels ou semi-naturels (Rusch et al., 2016a). L'aménagement de ces paysages agricoles peut favoriser la biodiversité et le fonctionnement des services écosystémiques (Burel and Baudry, 1999). Cependant, on ignore encore dans quelle mesure la biodiversité peut être améliorée en modifiant la configuration du paysage tout en conservant le niveau de production agricole (Fahrig et al., 2011).

I 3 a. Les contextes paysagers et la biodiversité

L'abondance des arthropodes dans les paysages agricoles dépend de l'interaction entre la configuration et la composition du paysage, avec des abondances supérieures dans les paysages qui combinent de fortes densités de bordures avec une forte proportion d'habitats semi-naturels (Martin et al., 2019). La composition et la complexité du paysage affectent notamment la distribution des

insectes ravageurs (Boesing et al., 2017). L'Habitat Semi-Naturel (HSN) est par exemple un réservoir important à ravageurs (Norris and Kogan, 2000). On observe ainsi une contribution des fragments de forêts à la diversité et à l'abondance des arthropodes dans les parcelles de cultures adjacentes (Gray and Lewis, 2014; Lucey and Hill, 2012; Lucey et al., 2014). Les forêts sont par exemple des refuges pour les espèces de fourmis prédatrices durant les périodes où l'environnement est défavorable dans les cultures (travail du sol, récolte) (Santos et al., 2018). Mais cet effet spillover n'est pas toujours démontré (Gray et al., 2016; Lucey and Hill, 2012).

Les limites de parcelles agricoles font parties intégrantes du paysage dont la structure pourrait expliquer les différents niveaux d'infestation d'un certain nombre d'espèces d'insectes nuisibles (Letourneau et al., 2012; Ortega and Pascual, 2014; Rusch et al., 2013a; Thomson and Hoffmann, 2009). Pour les espèces polyphages, exploitant différentes plantes-hôtes ressources, leur présence dans les parcelles agricoles peut résulter de leur déplacement depuis la végétation environnante. La composition du paysage peut avoir un effet direct sur l'abondance d'un ravageur par action sur sa dispersion, sa mortalité, sa reproduction ou via les ennemis naturels (Jenkins and Isaacs, 2007; Ricci et al., 2009; Thomson and Hoffmann, 2009; Wilson et al., 2015). L'abondance des ravageurs n'est pas une réponse significative à la complexité du paysage (Chaplin-Kramer et al., 2011). Elle dépend de facteurs reliés à l'abondance et à la configuration des patchs d'hôtes (Grilli and Bruno, 2007). Par exemple, la proportion d'hôte, leur isolement en patch et la connectivité du paysage ont un effet important sur les cicadelles. Des choses similaires sont observées chez les Diptères. C'est le cas de la mouche de la carotte pour laquelle il a été montré le rôle des Apiaceae sauvages dans les haies ou les bordures de culture pour le maintien des populations de l'insecte même en absence de carotte (Norris and Kogan, 2000). Dans le cas de la Cécidomyie *Dasineura brassicae* sur oléagineux, on ne note pas d'effet du % de culture d'oléagineux mais un effet du % de forêts sur l'abondance du ravageur au printemps (Veres et al., 2013). A l'opposé, une grande complexité du paysage entraîne une diminution du nombre de mouches de l'olive (Ortega and Pascual, 2014). Dans ce cas de paysage agricole intensif, c'est la dispersion intensive à petite échelle qui permet à l'espèce de survivre. Ainsi, on observe ce phénomène aussi chez les mouches des fruits généralistes dont la densité augmente avec la distance à la végétation naturelle (Henri et al., 2015).

L'augmentation de la complexité paysagère peut aussi améliorer la diversité et les services écosystémiques (Rusch et al., 2013b). Les zones non cultivées augmentent l'abondance des ennemis naturels invertébrés et participent ainsi à la régulation naturelle des ravageurs. La biodiversité est concentrée principalement dans ces HSN non cultivés (Tscharrntke et al., 2008). Un paysage hétérogène avec une grande proportion d'HSN (pâtures, petites parcelles) est essentiel pour maintenir et améliorer cette régulation naturelle dans l'agrosystème (Rusch et al., 2013b). Le niveau global de contrôle des ravageurs augmente donc avec la complexité du paysage, ceci étant indépendant de l'intensité de la rotation culturale. Les pratiques culturales perturbent néanmoins l'établissement des communautés d'ennemis naturels dans les cultures (Letourneau et al., 2012). La végétation pérenne dans les HSN peut alors fournir un habitat pour les arthropodes qui assurent les services écosystémiques. Le maintien de cet habitat pérenne et fragmenté augmente la biodiversité et fournit des services écosystémiques aux cultures annuelles à cycle court. Ainsi l'abondance et la diversité des abeilles augmentent quand la proportion d'habitat environnant de type HSN s'accroît (Steffan-Dewenter et al., 2002). A contrario les paysages dominés par l'agriculture réduisent la diversité phylogénique des abeilles, bien que quelques espèces soient favorisées par l'augmentation du pourcentage en terres agricoles (Grab et al., 2019).

Les paysages complexes avec une forte proportion d'HSN dans le paysage sont aussi susceptibles de permettre une colonisation précoce des cultures par les ennemis naturels et de favoriser les services de régulation naturelle plus précoces comparé aux paysages plus simples (Costamagna et al., 2015). En effet, l'HSN fournit des hôtes alternatifs, ou proies, pollen ou nectar aux ennemis naturels (Landis et al., 2000). On note alors un spillover des ennemis naturels des HSN vers les habitats agricoles et réciproquement (Rand et al., 2006).

I 3 b. L'évolution du paysage agricole

L'homme est responsable de changements importants dans les paysages (Fahrig, 2007). Ces modifications ont généré la fragmentation des habitats naturels pour l'agriculture, le développement urbain, l'alimentation en eau, tout cela pour répondre aux besoins toujours plus croissants des humains (Foley et al., 2005). Cette fragmentation se définit par la conversion d'habitats contigus en patchs de différents habitats et d'utilisation du paysage (Schowalter, 2016). Elle génère de nombreux patchs avec des ressources qui se retrouvent alors éclatées dans le paysage (Ethier and Fahrig, 2011), typiquement associée à l'homogénéisation de la végétation (Schowalter, 2016). L'agriculture reste la principale cause de conversion et de fragmentation de ces habitats (DeFries et al., 2004). Les paysages agricoles ont ainsi changé au fil du temps en raison de l'augmentation de la superficie des habitats réservés aux cultures, de la fragmentation des zones naturelles et de la régénération de la végétation naturelle sur les terres agricoles abandonnées (Millenium Ecosystem Assesment, 2005). Il en résulte une augmentation des terres agricoles avec des parcelles de plus en plus grandes et une gestion intensive (Hass et al., 2018). Cette intensification de l'agriculture se fait au détriment de zones forestières de plus en plus petites et de forme irrégulière ; l'habitat agricole étant dominé par les lisières (Ries et al., 2004). On observe alors la perte, la fragmentation et la modification de la qualité de l'habitat (Franklin et al., 2002). La fragmentation augmente le nombre de patchs de différents habitats (Fahrig, 2019). L'impact de cette fragmentation sur la biodiversité fait actuellement l'objet d'une controverse scientifique majeure parmi les écologistes du paysage (Fahrig et al., 2019; Fletcher et al., 2018). Cependant, la contribution sur la diversité et l'abondance des arthropodes de ces zones fragmentées sur les cultures adjacentes est démontrée (Santos et al., 2018). Cette fragmentation peut être assimilée à une " structure clé ", c'est-à-dire une structure spatiale qui fournit un abri ou des biens et services essentiels aux espèces animales (Tews et al., 2004).

La fragmentation des types d'habitat altère donc souvent la diversité des espèces et les autres mesures de la diversité (Summerville and Crist, 2004). On observe ainsi une plus grande richesse spécifique en papillons dans les grands fragments forestiers. Mais la fragmentation n'affecte pas toutes les espèces également, et pas toutes négativement, notamment en raison de l'impact sur la qualité des végétaux qui s'y développent et de leur effet indirect sur les parasites qu'ils hébergent (Tscharntke, 1992). Cela s'explique notamment car la complexité de l'architecture végétale influence la diversité des arthropodes associés (Jeffries et al., 2006). En général, une augmentation du niveau de fragmentation de l'habitat (en maintenant la quantité d'habitat constante) entraîne une plus grande complémentarité entre les types d'habitat, ce qui doit avoir un effet positif sur les espèces ayant des besoins en ressources complémentaires (Law and Dickman, 1998). Cette plus grande complémentarité du paysage dans des paysages fragmentés augmente l'accès aux habitats d'alimentation et de perchage pour les chauves-souris et a un effet positif sur leur abondance (Ethier and Fahrig, 2011).

Certaines guildes peuvent être plus sensibles à la fragmentation que d'autres. Par exemple les abondances des phytophages suceurs de sève et des parasitoïdes sont significativement réduites par une fragmentation de la communauté de solidages (*Solidago sp*, Asteraceae) que les phytophages broyeur et les prédateurs (Golden and Crist, 1999). On observe des choses similaires pour la richesse spécifique et la fréquence des espèces de fourmis qui décroissent avec l'augmentation de la distance aux fragments de forêts (Santos et al., 2018). Dans l'ensemble, en cas de fragmentation, la richesse en espèce d'insectes est réduite par la perte des espèces rares (Summerville and Crist, 2001) et pour les espèces adaptées aux écosystèmes relativement stables (Samways, 1995). Actuellement, il manque de connaissances sur la fragmentation temporelle et son implication sur les écosystèmes.

1.3 c. L'effet de bordure, une conséquence de l'évolution du paysage agricole

Les limites entre les différents types de parcelles peuvent être définies comme des bordures (Ries et al., 2004). A mesure que les patchs deviennent plus petits et de forme plus irrégulière, ils deviennent graduellement dominés par l'habitat de lisière. Il est généralement admis que la répartition des insectes est biaisée par la présence de ces bordures (Nguyen and Nansen, 2018). Egalement chez les araignées, la colonisation des terres arables par ces arthropodes au début de la saison de culture est plus importante dans les paysages qui présentent une forte quantité de longueur de bordures (Öberg et al., 2008).

La répartition biaisée et les patrons de distribution des individus qui en découlent s'expliquent par les différences microclimatiques entre les bordures et l'intérieur des zones (Nguyen and Nansen, 2018). Cela se traduit par un gradient microclimatique en forme de "S" entre les terres arables et les forêts (Schmidt et al., 2019b). On note une différence d'exposition à la lumière du soleil selon l'exposition de la bordure (Hylander, 2005) ou avec l'intérieur des zones (Schmidt et al., 2017), un contraste visuel avec des contrastes de luminance et de couleur (Zhou et al., 2012), des différences de température, plus faibles en forêt qu'en zone dégagée (Karlsson, 2000), notamment la réduction des températures extrêmes en forêt (Potter et al., 2001). La nature de la bordure, de même que sa hauteur, détermine la magnitude de l'effet des conditions microclimatiques (Pohlman et al., 2007). Egalement on observe aussi un effet de rafraîchissement des forêts sur les zones adjacentes (Schmidt et al., 2017). Les conditions microclimatiques près des bordures peuvent ainsi affecter la croissance des plantes et leur qualité, agissant indirectement sur les insectes herbivores qui s'en nourrissent (Nguyen and Nansen, 2018). L'effet peut également être direct, par exemple pour le vent qui impacte plus les déplacements des insectes à petite taille de corps que les plus gros (Peng et al., 1992).

Les bordures permettent toutefois d'accroître la mobilité des animaux, soit en améliorant la complémentation (Ethier and Fahrig, 2011), soit en améliorant la connectivité (Taylor et al., 1993). Les réponses écologiques à la présence de lisières d'habitat de chaque espèce d'insecte sera différente avec des profils d'abondance d'espèces particulières (Ries et al., 2004) (Fig. 8). La structure de la lisière (fermée ou ouverte) sera l'un des principaux déterminants de l'étendue et de l'ampleur des effets de lisière dans les fragments de forêts (Didham and Lawton, 1999). Cette structure aura une influence spatio-temporelle plus importante sur la distance de pénétration des lisières, c'est à dire la distance à laquelle les effets de lisière peuvent être détectés dans la forêt.

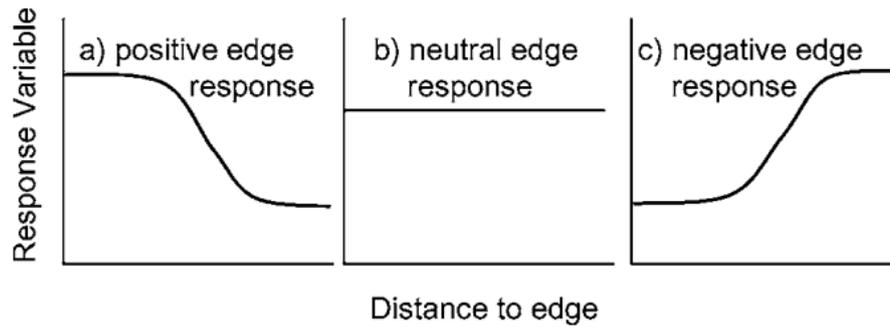


Figure 8 : Trois classes de réactions de lisière écologique en fonction de la distance par rapport à la lisière la plus proche de l'habitat. Les réponses sont généralement classées en trois catégories : (a) les réponses positives, où la variable d'intérêt augmente près de la lisière ; (b) les réponses neutres, où il n'y a pas de tendance par rapport à la lisière ; et (c) les réponses négatives, où la variable diminue près de la lisière [d'après (Ries et al., 2004)].

La distribution biaisée des insectes avec les bordures peut être utilisée à la fois pour le monitoring pratique des ravageurs, pour l'application ciblée de pesticides ou pour le lâcher d'ennemis naturels (Nguyen and Nansen, 2018). Elle permet également de développer des monitoring précis et ciblés pour détecter de nouveaux foyers de ravageurs herbivores émergents.

Le paysage a un effet important sur beaucoup de processus écologiques. Il fournit diverses ressources (abris et alimentation) pour beaucoup d'espèces animales. Néanmoins, l'activité humaine vient bouleverser son fonctionnement et sa structure notamment via le développement de l'agriculture. Cette anthropisation du paysage s'accompagne du développement de problématiques écologiques telles les ravageurs des cultures. L'Ecologie du paysage permet de comprendre l'effet du paysage agricole sur les populations de ravageurs et de la faune auxiliaire qui la régule. L'utilisation de données spatiales pour déduire la dynamique temporelle a une longue tradition en écologie (Buyantuyev et al., 2012). Cependant l'impact de la continuité temporelle des ressources sur les dynamiques de populations d'insectes ravageurs et leur régulation naturelle restent peu étudiées. L'approche est en général axée sur l'analyse de la composition ou de la configuration spatiale des ressources et leur rôle fonctionnel sans prendre en compte explicitement les dynamiques temporelles à l'intérieur de ces paysages (« space for time approach») (Fahrig et al., 2011). Il faut donc intégrer les dimensions spatiales et temporelles dans les études en écologie du paysage. Ce type d'approche est peu réalisé contrairement à ce qui a été entrepris pour les pollinisateurs pour comprendre des facteurs clés de la pollinisation. Cette thèse sera axée sur ce type d'approche.

II. La vigne, un paysage particulier : cas du vignoble bordelais

La vigne est un modèle d'étude intéressant pour l'analyse du paysage. C'est une culture intensive, fortement anthropisée et conduite en monoculture (Shields et al., 2016; Svercel et al., 2009). Les surfaces de vigne cultivées en Europe sont importantes et la France est l'un des principaux pays impliqués dans le secteur (Champagnol, 2018; Girard, 2019). La plupart des vins de haute qualité sont produits en Europe, notamment en France et en Italie, un continent qui représente la moitié des vignobles du monde et domine le marché mondial du vin (Organisation Internationale de la Vigne et du vin, 2018). La France est l'un des principaux pays producteur de vin à très forte valeur ajoutée (Alonso Ugaglia et al., 2019). Les enjeux économiques sont importants, notamment pour la France, dont les exportations de vin représentent près de 9 milliards d'euros chaque année (Champagnol, 2018). Les invasions biologiques ont eu un impact majeur sur cette culture avec notamment la mise en œuvre d'une protection phytosanitaire. Cette utilisation est devenue massive avec 20 % des intrants nationaux de pesticides utilisés sur seulement 3 % de la surface agricole consacrée à la vigne (Aubertot et al., 2005).

II 1. Histoire de la culture de la vigne à Bordeaux

Initialement, en Gaule méridionale, c'était la vigne sauvage ou lambrusque, *Vitis vinifera* ssp *sylvestris*, qui était présente depuis le Paléolithique inférieur (Argod-Dutard et al., 2007). Cette espèce est dioïque à l'état sauvage (Bordenave, 2015). La viticulture a été initiée en Gaule par les colons grecs dans la région de Marseille au 6^e et 5^e siècle avant J. C. avec l'introduction de la vigne cultivée, *Vitis vinifera*. Etant issue de la domestication de la lambrusque dans le Caucase il y a près de 8 millénaires, la vigne cultivée est très éloignée de la lambrusque car elle est devenue hermaphrodite avec une grande diversité issue des acclimatations (Badouin et al., 2020; Bordenave, 2015). Avec la colonisation romaine de la Gaule, la culture de la vigne se propage jusqu'à Bordeaux au 1^{er} siècle après J.C. (Argod-Dutard et al., 2007). Comme pour le reste de la Gaule-romaine, la vigne à Bordeaux devient une culture d'export vers le reste de l'empire romain. Par la suite, le vignoble bordelais va conserver cette orientation d'exportation, mais tournée vers le commerce anglo-saxon dès le moyen-âge (Roudié, 1984). L'extension du vignoble bordelais va alors s'accroître notamment au milieu du moyen-âge dès le XIII^e siècle avec la mise en place d'unités d'exploitation à vocation viticole, exploitations modèles, originales et innovantes, qui vont faire la renommée et la fortune de Bordeaux (Lavaud, 2000). Le vignoble va alors s'étendre sur la campagne environnante, notamment sur les zones de paluds. Au fil des siècles, l'évolution du vignoble va suivre l'innovation des techniques vitivinicoles mais surtout l'évolution du prix des vins (Roudié, 1984). On assiste après le milieu du XX^e siècle à une restructuration et une concentration des propriétés viticoles. La vigne devient un paysage de monoculture avec l'augmentation des surfaces dans les zones plus qualitatives, notamment du Médoc, grâce au défrichement des zones boisées et l'abandon des zones de paluds. L'extension de la surface viticole est contrainte par l'urbanisation croissante. Le vignoble bordelais se retrouve ainsi pris dès la fin du XX^e siècle en étau entre le fleuve, les villes et la forêt (Roudié, 1984).

De nos jours, la production des vins de Bordeaux est très importante pour la Gironde. Cette production génère plus de 30 000 emplois directs (Theiller, 2019), soit plus de 15% de l'emploi salarié du département (Lampin and Régnier, 2018). En 2017, le chiffre d'affaires de cette production a été d'1,5 milliard d'euros (Theiller, 2019). La surface du vignoble de Bordeaux représente 114 615 ha,

dont 98% sont classés en Appellation d'Origine Contrôlée (AOC), soit une culture à très forte valeur ajoutée. Les vins de Bordeaux sont un des produits de luxe et d'export par excellence (Lampin and Régnier, 2018), dont près de la moitié du chiffre d'affaire est réalisé à l'export (Theiller, 2019).

Récemment, la Commission européenne a autorisé une augmentation de la surface viticole de 1% par an (Alonso Ugaglia et al., 2019; Anonymous, 2015a). Suite à l'application de ce texte réglementaire, l'Etat français a autorisé de nouvelles plantations, ce qui a entraîné une augmentation de la surface viticole en France depuis 2018 (Anonymous, 2019). Portée par une conjoncture économique très favorable (Champagnol, 2018), par une prise en compte par les viticulteurs de l'impact environnemental avec une augmentation de la conversion à l'Agriculture Biologique (Merot et al., 2019) ou par l'autorisation et le déploiement de nouvelles variétés de vigne résistantes à l'oïdium et au mildiou (Guimier et al., 2019), la demande de nouvelles surfaces de plantation est en augmentation, principalement sur la côte atlantique de la France (Girard, 2019). Cette extension des surfaces se fait dans une zone géographique où la viticulture est très concentrée (Lampin and Régnier, 2018). C'est le cas du vignoble bordelais dont la vigne est l'une des cultures les plus courantes avec de fortes concentrations de surfaces (Lavaud, 2019). Les limites géographiques en Gironde des surfaces autorisées en vigne en AOC non encore plantées représentent près de 100.000 ha et comprennent en partie des zones devenues "perdus" et non arables (zones urbaines, réseau routier, plan d'eau) (Bois et al., 2018). L'extension du vignoble ne pourra donc se réaliser que sur le reste de ces surfaces délimitées, zones non cultivées où les surfaces boisées sont majoritaires. Cela ne fera qu'entraîner à terme la fragmentation du paysage viticole bordelais et générer de nombreuses zones frontalières avec le risque de faciliter l'installation des espèces invasives.

II 2. Evolution dans le temps des problèmes sanitaires de la vigne à Bordeaux

Avant l'introduction des espèces non-natives, les dégâts quantitatifs ou qualitatifs à la vendange étaient assez limités et sans solution technique. Pour le vignoble de Bordeaux, entre 1815 et 1851, c'était essentiellement les aléas climatiques qui limitaient la récolte comme le gel printanier, la grêle, la sécheresse, ou réduisaient la qualité des vins comme la pluie et/ou la fraîcheur (Féret, 1878). Les problématiques sanitaires se limitaient quant à elles à quelques insectes majeurs natifs que seules des mesures physiques limitaient [cochenilles (Hemiptera, Coccidae & Pseudococcidae), *Eupoecilia ambiguella* et *Sparganothis pilleriana* (Lepidoptera, Tortricidae)] (De la Blanchière, 1876) (Fig. 9).

Concernant les maladies, l'antracnose (Fig. 10a) ou charbon de la vigne (*Elsinoë ampelina* : Fungi, Ascomycota) était une maladie déjà présente dans le vignoble européen mais qui passait souvent inaperçue (Viala, 1885). Le même auteur signale le cottis ou court-noué (GFLV ou ArMV : Virus, Cormoviridae ?), le pourridié (*Armillaria mellea* : Fungi, Basidiomycota) (Fig. 10b) et d'autres pathogènes très accessoires comme *Cladosporium sp.*, *Septosporium sp.* ou *Septocylindrium sp.* (Fungi, Ascomycota).



Figure 9 : Principaux ravageurs historiques de la vigne : a) cochenille Coccidae, b) *Sparganothis pilleriana* & c) *Eupoecilia ambiguella* (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

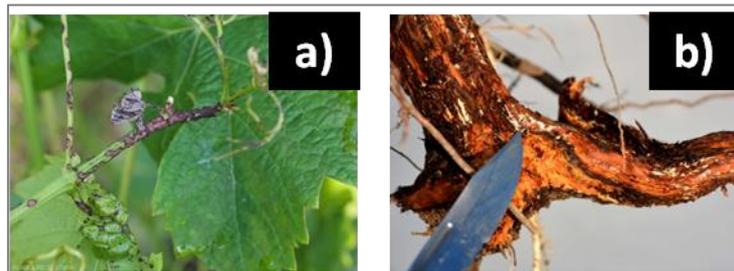


Figure 10 : Principales maladies historiques de la vigne : a) anthracnose sur rameau (crédit : Dominique BLANCARD, INRAE) , b) attaque racinaire de pourridié (crédit : Pierre SAURIS, INRAE).

Au milieu du 19^e siècle, avec les échanges internationaux, de nouvelles espèces invasives (maladies et ravageurs) sont introduites en France, surtout depuis les USA. On compte ainsi depuis cette période pas moins de seize invasions biologiques dans le vignoble bordelais dont l'oïdium, le mildiou et le phylloxéra (Tab. 1 et Fig. 11 ; Annexe 1). Avec l'augmentation des niveaux de population, ces espèces peuvent avoir un impact écologique et/ou économique et des mesures d'éradication ou correctives doivent alors être mises en oeuvre (Simberloff, 2003; Simberloff et al., 2013). Les dégâts de ces nouvelles problématiques sanitaires sur la vendange sont souvent importants, avec notamment pour le mildiou des pertes de récolte parfois totale (Savary et al., 2009) ou des atteintes qualitatives au niveau aromatique des moûts et du vin (Pons et al., 2018). On l'observe pour d'autres espèces invasives telles que l'eudémis (Delbac and Thiéry, 2016) ou l'oïdium (Calonnec et al., 2004). Le phénomène le plus important est survenu lors de l'introduction du phylloxéra à partir de vignes ornementales illégalement importées des USA et qui a provoqué la replantation du vignoble pour palier les infestations (Vassilière, 1905). Néanmoins, ce sont principalement les interventions phytosanitaires qui vont permettre de prévenir des dégâts à la vendange.

On commence à utiliser dès 1854 le soufre pour lutter contre l'oïdium (De la Vergne, 1858), puis le cuivre en 1886 contre le mildiou (Millardet, 1886). Les premiers insecticides (arséniates, chlorure de Baryum et nicotine) sont préconisés avant la 1^{er} guerre mondiale (Capus and Feytaud, 1910). Dès lors, la lutte phytosanitaire s'est étendue, notamment la lutte insecticide qui va générer des problématiques nouvelles avec les acariens tétranyques de la vigne, *Eotetranychus carpini* et *Panonychus ulmi* (Acari, Tetranychidae) (Rambier, 1958).

Tableau 1 : Chronologie des invasions biologiques du vignoble français et de celui de Bordeaux depuis 1850 (références : Cf Annexe 1).

Ordre	Espèce	Classification	Nom vernaculaire	1 ^{er} signalement vigne	
				France	Gironde
1	<i>Erysiphe necator</i>	Fungi, Ascomycota	Oïdium de la vigne	1852	1852
2	<i>Daktuposphaira vitifoliae</i>	Insecta, Hemiptera, Phylloxeridae	Phylloxéra de la vigne	1863	1866
3	<i>Plasmopara viticola</i>	Oomycota, Peronosporidae	Mildiou de la vigne	1878	1878
4	<i>Guignardia bidwellii</i>	Fungi, Ascomycota	Black-Rot	1885	1888
5	<i>Lobesia botrana</i>	Insecta, Lepidoptera, Tortricidae	Eudémis de la vigne	1890	1891
6	<i>Stictocephala bisonia</i>	Insecta, Hemiptera, Membracidae	Cicadelle bison	1918	1958
7	<i>Scaphoideus titanus</i>	Insecta, Hemiptera, Cicadellidae	Cicadelle de la Flavescence dorée	1958	1958
8	<i>Argyrotaenia ljungiana</i>	Insecta, Lepidoptera, Tortricidae	Eulia	#1950	?
9	<i>Metcalfa pruinosa</i>	Insecta, Hemiptera, Flatidae	Flatide pruineux	1985	2006
10	<i>Ephestia parasitella</i>	Insecta, Lepidoptera, Pyralidae	-	2006	2006
11	<i>Phlogotettix cycloptis</i>	Insecta, Hemiptera, Cicadellidae	-	1987	2009
12	<i>Drosophila suzukii</i>	Insecta, Diptera, Drosophilidae	Drosophile à ailes tachetées	2009	2011
13	Pinot Noir Grapevine Virus	Virus, Betaflexiviridae	PNGV	2014	2014
14	<i>Orientus ishidae</i>	Insecta, Hemiptera, Cicadellidae	-	?	2015
15	<i>Pseudococcus viburni</i>	Insecta, Hemiptera, Pseudococcidae	-	2016	2016
16	<i>Parthenolecanium persicae</i>	Insecta, Hemiptera, Coccidae	-	?	2017

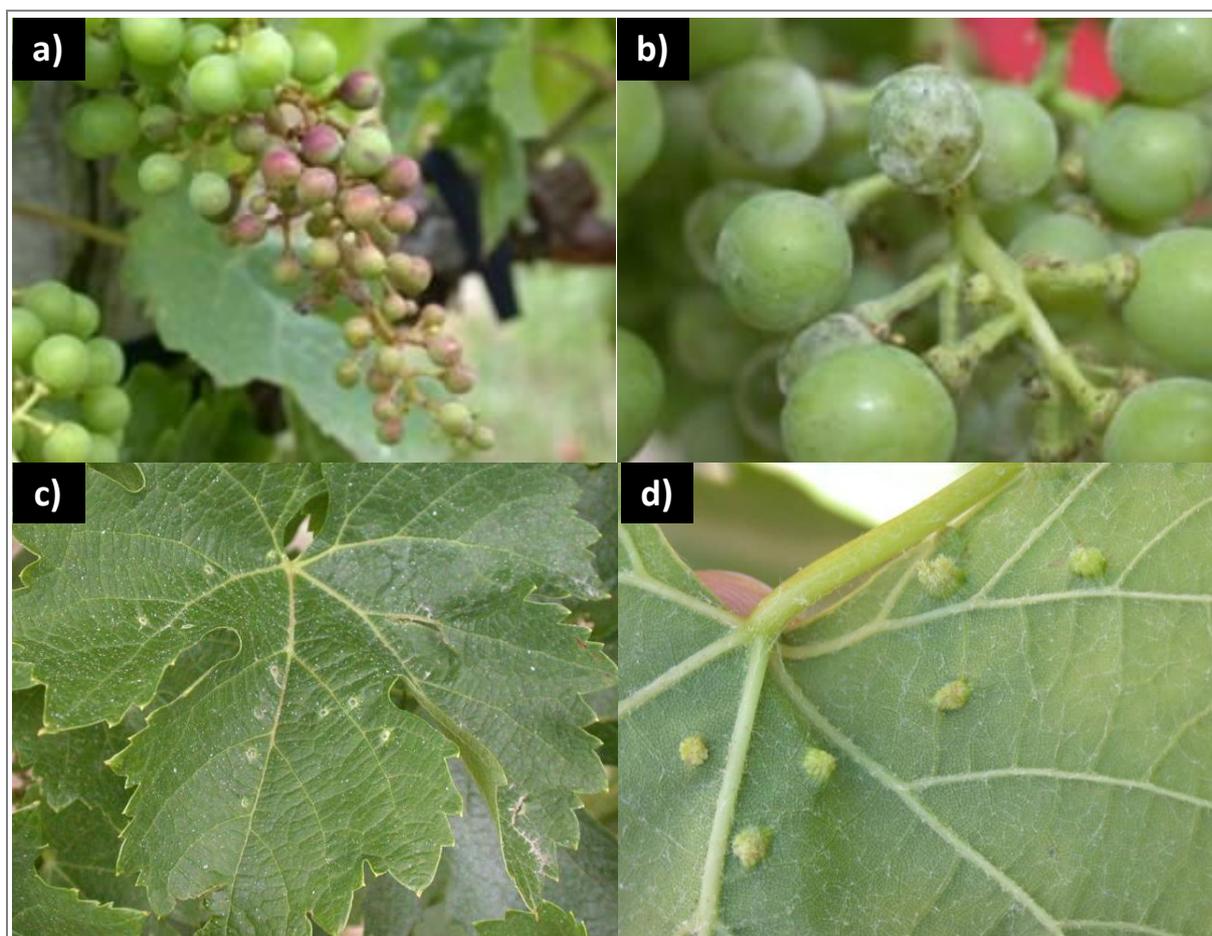


Figure 11 : Quelques espèces invasives de la vigne : a) mildiou sur grappe, b) oïdium sur grappe, c & d) galles du phylloxéra de la vigne : c) face supérieure & d) face inférieure (crédit Lionel DELBAC, INRAE).

II 3. Effet du paysage sur les problématiques sanitaires viticoles

Sur l'ensemble des études menées, les analyses paysagères ont été réalisées à des échelles spatiales assez larges, variant de 250 à 1000 m. Elles concernent aussi bien les ravageurs que leurs ennemis naturels, et tentent de déterminer souvent quelle échelle spatiale détermine au mieux les niveaux de population ou les services de régulation.

Concernant les ravageurs viticoles, on n'observe pas d'effet de la complexité du paysage sur la présence de certaines tordeuses (*Lobesia botrana* notamment) mais surtout un effet positif sur la composition de leur communauté (Rusch et al., 2015). Néanmoins, des lâchers d'adultes de la tordeuse Nord Américaine, *Paralobesia viteana*, marquées par fluorescéine dans des bois adjacents aux parcelles ont montré des mouvements des papillons vers la vigne, démontrant le rôle déterminant de cet habitat dans le paysage sur les infestations des parcelles de vigne (Botero-Garces and Isaacs, 2004). Pour les cicadelles, aucun effet de la composition ou de la configuration du paysage n'a été observé (Serée et al., 2020). Pourtant, pour l'espèce invasive *Scaphoideus titanus*, la présence des *Vitis* sauvages dans les bordures est importante comme source d'infestation et ce paramètre doit être pris en compte dans la gestion des foyers de Flavescence dorée, une maladie de quarantaine dont l'insecte est vecteur (Malembic-Maher et al., 2020). En effet, l'hôte préférentiel de *S. titanus* est *Vitis riparia* (Chuche and Thiéry, 2014; Della Giustina et al., 1989; Lessio et al., 2007). Dans son bassin d'origine aux USA, mais aussi en Europe, les adultes de l'insecte migrent des vignes sauvages en bordure de parcelles vers les vignes cultivées (Lessio et al., 2014; Maixner, 1992; Pavan et al., 2012). *A contrario*, les infestations en cochenilles et en acariens diminuent avec la proportion d'HSN (Muneret et al., 2018). Dans cette étude, pour les infestations de la forme gallicole du phylloxéra, l'effet de la composition du paysage est opposé selon le mode de production, démontrant l'importance de la prise en compte à la fois des paramètres du mode de production et de l'effet paysager dans les études sur les dynamiques des parasites de la vigne, ou la nécessité de bien les différencier.

Pour la faune auxiliaire du vignoble, aucun effet de la complexité du paysage n'a encore été observé sur la régulation naturelle de certains ravageurs (*Sparganothis pilleriana* par exemple) (Sentenac et al., 2018). Il en est de même pour les populations d'acariens prédateurs que sont les typhlodromes (Kreiter et al., 2017). On note toutefois un effet de la proportion en HSN du paysage viticole sur l'abondance de l'avifaune et des chiroptères (Sentenac et al., 2018), sur celle des opilions (Papura et al., 2020) et sur l'abondance et la richesse en chrysopes (Serée et al., 2020). Pour cette dernière étude, il a été démontré une interaction entre le contexte paysager et la période d'échantillonnage sur la dynamique des populations de chrysopes, indiquant des changements dans les effets du contexte paysager sur les individus tout au long de la saison.

Plusieurs études ont été menées sur des échelles locales, notamment les pratiques culturales. Elles n'ont pas montré d'effet sur les infestations fongiques dues aux pathogènes invasifs (mildiou, oïdium et black-rot) (Vogelweith and Thiéry, 2017). Par contre des effets sont observés sur les ravageurs et sur la faune auxiliaire. On constate notamment un effet positif de l'enherbement partiel sur l'abondance de certains ravageurs (Rusch et al., 2017). Cette hétérogénéité locale dans les parcelles de vigne a montré un effet positif sur les niveaux de populations des ennemis naturels (Vogelweith and Thiéry, 2017), la prédation aviaire (Barbaro et al., 2017) mais néanmoins pas sur l'abondance des phytophages se nourrissant des plantes herbacées de l'enherbement des vignes (Rusch et al., 2016b). La présence d'espèces végétales est fréquente pour le couvert végétal observé dans les parcelles de

vigne, avec plusieurs avantages, notamment pour l'agriculture durable (Ingels, 1988). Le couvert végétal est devenu une pratique courante pour la culture de la vigne (Vogelweith and Thiéry, 2017). Dans le vignoble bordelais, il est assez répandu et il se pratique entre les rangs de vigne, recouvrant cet espace partiellement ou totalement, (Rusch et al., 2017). L'interaction entre l'enherbement et les arthropodes est assez fréquente (Norris and Kogan, 2000). Elle peut être due à un effet direct (le ravageur ou l'ennemi naturel se nourrissant directement sur le végétal qui sert d'enherbement), ou indirect (les dégâts du ravageur sur la plante cultivée affecte l'enherbement ou l'enherbement lui sert d'hôte alternatif avant la colonisation de la culture, ou alors l'interaction est tritrophique). Ces inter-rangs enherbés sont considérés comme des zones importantes de biodiversité pour les paysage viticoles (Fiera et al., 2020). Ces auteurs montrent que ces inter-rangs dans les parcelles de vigne affectent la conservation de la biodiversité et la fourniture de services écosystémiques fondés sur la biodiversité. Le dernier bilan des études menées à l'échelle paysagère sur la vigne démontre que favoriser la biodiversité dans les vignobles au paysage à dominante viticole a un impact fort sur plusieurs services écosystémiques (Paiola et al., 2020). Notamment la gestion du couvert végétal et l'hétérogénéité de l'habitat à l'échelle locale ou paysagère sont des éléments clefs pour cette biodiversité.

Parmi les agrosystèmes, la vigne est un parfait exemple de culture très anthropisée qui s'est développée sur de grandes surfaces en monoculture, avec des zones très spécialisées comme le bordelais. Cette culture est soumise depuis de nombreuses décennies aux invasions biologiques qui ont perturbées l'écosystème viticole avec des changements de pratiques agricoles et l'usage généralisé des pesticides. Pour comprendre les problématiques sanitaires inhérentes à la culture, les travaux menés en Ecologie du paysage, surtout sur l'effet de la composition et assez peu sur la configuration du paysage, montrent des effets contrastés sur certaines populations de ravageurs et la faune auxiliaire. Ces résultats sont en contrastes pour certaines espèces avec l'observation de ces ravageurs sur les plantes hôtes ressources à proximité des parcelles. Les pratiques culturales, à l'échelle locales, semblent prédominantes sur les effets recherchés. La vigne semble néanmoins riche en biodiversité mais ces études sont souvent menées sur les communautés d'ennemis naturels et peu ou pas sur les communautés de ravageurs. Les effets temporels sont également quasi inexistant dans ces études. On peut se poser la question de savoir comment évolue une communauté d'insecte viticole soumise à une invasion biologique ? Egalement, si les effets sont contrastés sur des échelles spatiales larges, ne peut-on pas se rapprocher d'une échelle plus locale proche des bordures directes des parcelles pour étudier les effets ?

III. *Drosophila suzukii*, une drosophile invasive dans le vignoble

La famille des Drosophilidae regroupe plus d'une centaine d'espèces en Europe (Baechli et al., 2004). Dans le genre *Drosophila*, *Drosophila melanogaster* est devenue l'espèce modèle en biologie depuis les travaux de Morgan sur la génétique (Markow, 2015), notamment car sa durée de génération est courte et qu'elle est facile à élever (Baechli et al., 2004). Mais les Drosophilidae sont aussi reconnues comme de bons indicateurs de la diversité (Sarswat et al., 2016). Leur étude en conditions naturelles a ainsi pris de plus en plus d'importance (Baechli et al., 2004). Cette famille regroupe notamment le plus d'espèces invasives chez les Diptères en Europe (Skuhravá et al., 2010). Parmi ces espèces invasives, *Drosophila suzukii* est sans doute la plus majeure vu son statut international de ravageur et sa répartition géographique mondiale (Asplen et al., 2015; Gibert et al., 2016). Elle possède des traits d'histoire de vie différents des autres drosophiles (Iacovone et al., 2015), s'attaquant aux fruits plus tôt (Rota-Stabelli et al., 2013) et générant des dégâts sur le raisin (Ioriatti et al., 2015).

III 1. Généralités sur les drosophiles

Comme les autres Diptères, les drosophiles sont de petite taille (quelques mm) au stade adulte, avec des ailes limitées au mésothorax, celles du métathorax ayant des organes d'équilibrage à la place ("haltères"), avec des pièces buccales suceuses ; leurs stades larvaires ("asticots") sont dépourvus de pattes articulées, avec une capsule crânienne réduite à des restes de crochets buccaux (Gullan and Cranston, 2005). Au niveau taxinomique, les adultes de la famille des Drosophilidae se caractérisent par une aile avec une nervure costale avec deux fractures, la présence d'une nervure sous-costale incomplète et la présence d'une cellule et d'une nervure anales, par une tête avec une arista pubescente ou plumeuse, et des soies orbitales inclinées vers l'avant jamais aussi proche du bord de l'œil que les soies inclinées vers l'arrière, et enfin par un thorax avec l'anepisternum glabre (Baechli et al., 2004).

III 1 a Le cycle biologique des drosophiles

Drosophila melanogaster est l'espèce de référence chez les drosophiles (Markow, 2015). Son cycle biologique se résume à un stade œuf, suivi de 3 stades larvaires, puis un stade nymphal (dénommée "pupe") et enfin un stade adulte (Fig. 12). Les stades de l'œuf et de la puppe sont sessiles, tandis que les larves se déplacent dans le substrat et les adultes sont très mobiles en raison de leur capacité à voler, leur permettant de se disperser aisément. On note des divergences selon les espèces. Ainsi dans le genre *Drosophila*, la durée de développement de l'œuf à l'adulte à 24°C varie de 12 à 26,1 jours, soit une moyenne de 16,8 jours (Markow and O'Grady, 2008). Les différentes espèces de drosophiles varient donc dans leur durée de développement larvaire, mais aussi dans l'âge auquel les femelles et les mâles atteignent la maturité reproductive (Markow, 2015). Egalement, la quantité de descendance est très variable d'une espèce à l'autre (Markow and O'Grady, 2006; Markow et al., 2012).

On a peu de connaissances sur le comportement reproducteur et la biologie des drosophiles en conditions sauvages (Markow, 2015), ce qui n'est pas le cas en conditions contrôlées (Yang et al., 2008). En effet, *D. melanogaster* est un organisme de laboratoire par excellence (Markow, 2015) car la durée de génération est courte et l'espèce est facile à élever et le maintien de souches d'origine sauvage est simple (Markow and O'Grady, 2006).

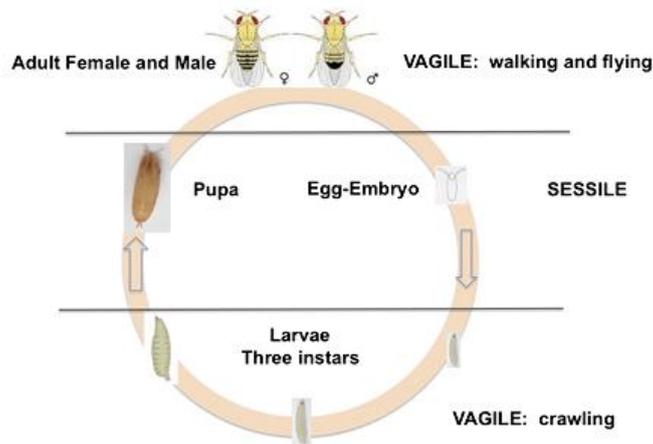


Fig. 12 : Cycle biologique de *Drosophila melanogaster* (d'après (Markow, 2015)).

III 1 b. Le régime alimentaire des larves

Pour ces mouches, il y a une préférence pour des sources alimentaires comme les fruits (Morais et al., 1992). *Drosophila melanogaster* est notamment associée avec une variété de fruits pourris, légumes pourris et d'autres matières végétales en décomposition ; c'est une espèce généralisée écologiquement (Markow, 2015). En effet, les mouches des fruits forment différentes guildes (Shorrocks and Rosewell, 1986), c'est-à-dire que certaines d'entre elles se nourrissent de champignons (Shorrocks and Charlesworth, 1980) et d'autres sont cosmopolites (Nunney, 1996). On en retrouve certaines avec une spécialisation au niveau des ressources (Legal et al., 1994), mais aussi d'autres généralistes pour les ressources, soit la majorité des espèces (Markow, 2015). Les espèces *Chymomyza amoena*, *Drosophila kuntzei*, *Drosophila transversa*, *Drosophila testacea* et *Hirtodrosophila cameraria* vont composer la guildes des drosophiles mycophages (Baechli et al., 2004; Withers and Allemand, 2012). Les autres espèces, *Drosophila hydei*, *Drosophila immigrans*, *D. melanogaster* et *Drosophila simulans*, font parties de la guildes des espèces cosmopolites (Markow, 2015; Nunney, 1996). Ces quatre espèces sont frugivores (Baechli et al., 2004; Sturtevant, 1921; Withers and Allemand, 2012) avec néanmoins des différences écologiques : *D. melanogaster* et *D. simulans* étant plus spécialisées sur les fruits contrairement à *D. hydei* et *D. immigrans* (Atkinson and Shorrocks, 1977). L'espèce européenne *Drosophila subobscura* (Gilchrist et al., 2001) peut être associée à cette guildes car elle est frugivore (Baechli et al., 2004) bien qu'elle ait également un comportement de mycophage (Shorrocks and Charlesworth, 1980).

La position phylogénique des drosophiles dans le genre *Drosophila* permet d'expliquer leur spécialisation au niveau des ressources alimentaire (Markow, 2015) :

- sous-genre *Drosophila* = légumes,
- sous genre *Sophophora* = fruits.

Au sein du sous-genre *Sophophora*, on note des différences de comportement entre les espèces (Atkinson and Shorrocks, 1977). La colonisation des fruits par ces drosophiles est premièrement pilotée par l'attraction vers les fruits en phase de pourrissement (Nunney, 1990, 1996). Le premier composé chimique qui affecte la préférence est l'éthanol qui guide les insectes vers les fruits fermentés. Le premier colonisateur aura la plus faible tolérance à l'alcool (Nunney, 1996), c'est le cas de *D. simulans*. A l'opposé, *D. melanogaster* présente la plus forte tolérance aux concentrations élevées d'éthanol et d'acide acétique (Gilchrist et al., 2001). Les adultes de cette espèce préfèrent notamment la nourriture contenant plus de 5% d'éthanol (Ogueta et al., 2010).

III 1 c. L'effet du paysage sur les drosophiles

Il a été observé des différences dans les assemblages des Drosophilidae selon l'habitat (Da Mata and Tidon, 2013). On note un changement graduel dans les espèces dominantes avec le gradient urbanisation. A l'inverse, la richesse spécifique diminue avec cette urbanisation (Gottschalk et al., 2007). Les parcelles de forêts représentent des refuges pour les drosophiles pendant les périodes de stress (Poppe et al., 2016). Elles hébergent aussi une composition en espèces particulières. L'absence d'espèces de drosophiles rares ou spécialisées peut être le signe précoce de la détérioration de l'habitat (Parsons, 1991). De plus, les forêts perturbées comme les zones urbanisées, sont plus propices à la présence des espèces exotiques (Da Mata and Tidon, 2013; Poppe et al., 2016).

III 2. *Drosophila suzukii*, une espèce particulière

En Europe, la famille des Drosophilidae compte 128 espèces natives (Baechli et al., 2004). Au sein de cette famille, parmi le genre *Drosophila*, huit espèces exotiques ont été répertoriées dont *Drosophila suzukii* (Skuhrová et al., 2010) (Fig. 13). Sa présence sur le continent européen a été détectée en 2008 (Asplen et al., 2015) et depuis, son expansion géographique a été très rapide (Cini et al., 2012; Gibert et al., 2016). Son succès invasif est dû à la colonisation d'une nouvelle niche écologique mais aussi à l'absence de pression sélective sur celle-ci (Gibert, 2012). Son expansion géographique actuelle est liée au commerce des fruits de table et à l'adaptation de cette espèce au climat tempéré européen (Rota-Stabelli et al., 2013), climat particulièrement similaire à celui de son bassin d'origine en Asie (dos Santos et al., 2017).

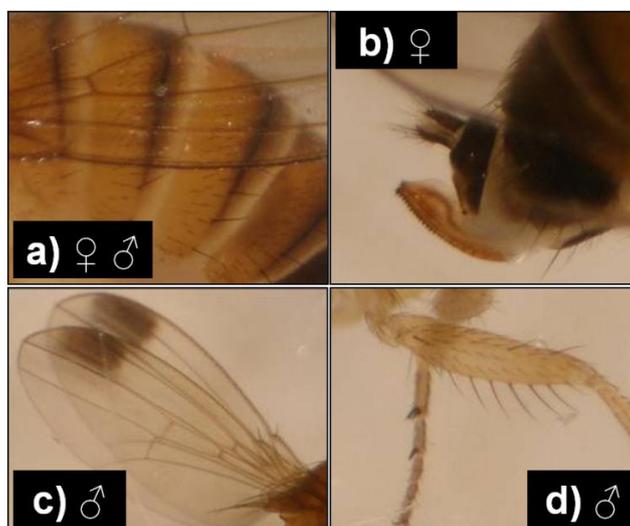


Figure 13 : Caractéristiques morphologiques de *Drosophila suzukii* : a) Segments abdominaux avec des bandes marrons foncées ininterrompues (pour les deux sexes), b) Grand ovipositeur durci, en forme de scie, avec des poils en forme de dents robustes et foncées (femelle), c) Ailes avec tache foncée (mâle) & d) Patte antérieure avec deux peignes sexuels sur les premier et deuxième segments du tarse (mâle) (crédit : Raphaël Rouzes, EntomoRemedium & Lionel DELBAC, INRAE).

III 2 a. La classification de l'insecte

Cette espèce, originaire d'Asie (Anonymous, 2013; Asplen et al., 2015; Gutierrez et al., 2016), est membre du sous-genre *Sophophora*, du groupe des espèces "*melanogaster*" et du sous-groupe "*suzukii*" (Lewis et al., 2005; Rota-Stabelli et al., 2013) (Fig. 14).

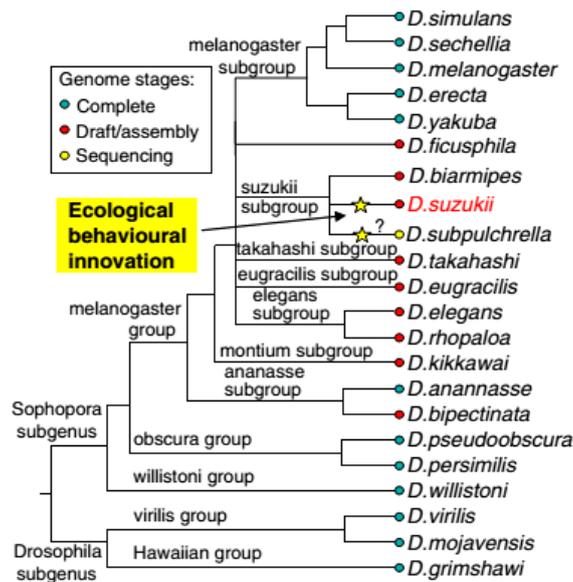


Figure 14 : Arbre phylogénétique de *Drosophila suzukii* et sa parenté avec les autres drosophiles du sous-genre *Sophophora* [d'après (Rota-Stabelli et al., 2013)]. Le carré jaune souligne le comportement particulier des individus du sous-groupe "suzukii" par rapport aux autres sous-groupes, via la colonisation plus précoce des fruits liée notamment au fort ovipositeur des femelles muni de soies dures et dentées.

III 2 b. La biologie de l'insecte

Comme toutes les drosophiles, le nombre de générations de *D. suzukii* par an est très important, jusqu'à dix (Rota-Stabelli et al., 2013). Les plages de températures de développement sont similaires à celles de *D. melanogaster* avec un optimum entre 15 et 21°C (Chabert et al., 2013). On note ainsi une durée de développement de l'œuf à l'adulte de 14,5 jours à 21°C. On observe aussi que le succès de développement est supérieur à 60% pour les températures plus fraîches, puis décroît à près de 50% autour de 25°C (Chabert et al., 2013). Des températures trop élevées (>30°C) peuvent entraîner une stérilité des mâles et des œufs (Kinjo et al., 2014). L'insecte se développe donc mieux à basse température suggérant que la population s'accumule bien dans ces conditions (Tonina et al., 2016).

Les autres traits biologiques de *D. suzukii* sont particuliers avec une faible fertilité en laboratoire (Chabert et al., 2013). La femelle pond peu d'œufs par jour et en cumulé, et l'espèce présente un faible taux de développement (Emiljanowicz et al., 2014; Iacovone et al., 2015). Il semble que *D. suzukii* répartit son effort de reproduction sur la durée de vie de la femelle qui est assez longue, contrairement à *D. melanogaster* qui concentre toute son activité sur quelques jours (Chabert et al., 2013). *Drosophila suzukii* se développe mieux dans les fortes conditions d'hygrométrie, ce qui favorise sa longévité et sa fécondité (Tochen et al., 2016). La durée de vie des adultes peut être importante avec des longévités mesurées jusqu'à plus de 150 jours (Emiljanowicz et al., 2014). De plus les femelles de *D. suzukii* ne s'accouplent ni ne pondent rapidement après leur émergence (Revadi et al., 2015). L'insecte n'est donc pas jugé compétitif (Iacovone et al., 2015).

Drosophila suzukii est capable de réaliser des grands déplacements, notamment grâce aux brises saisonnières, c'est à dire des migrations pour exploiter les changements de température, la recherche de ressources pour se reproduire et pondre au printemps et à l'automne et pour la recherche de site d'hivernation, ou pour la recherche de nourriture (Tait et al., 2018).

Pour palier aux aléas climatiques, l'espèce passe par deux phénotypes : estival et hivernal (Vonlanthen and Kehrli, 2015) :

1) **le phénotype estival** assure le développement de l'insecte en saison, en général d'avril à octobre, passant de fruits hôtes en continu. L'espèce s'attaque aux fruits sains qui mûrissent, à la différence d'autres drosophiles (Rota-Stabelli et al., 2013). La femelle perfore à l'aide de son ovipositeur fort et puissant (Fig. 15) la peau dure des fruits pour pondre (Atallah et al., 2014), et lui confère un avantage évolutif simple (Cini et al., 2012), ce qui lui apporte une opportunité de niche (Rota-Stabelli et al., 2013). En effet *D. suzukii* est plus sensible aux composés volatiles du processus de maturation des fruits que certaines drosophiles dont *D. melanogaster* qui est plus attirée par les composés volatiles des fruits fermentés (Keeseey et al., 2015). *Drosophila suzukii* et *D. melanogaster* présentent un comportement et une olfaction totalement différents (Pham and Ray, 2015). Par exemple, *D. suzukii* est plus sensible aux composés volatiles liés au processus de maturation des fruits que ceux liés aux fruits fermentés ; tandis que *D. melanogaster* sera attirée uniquement par les odeurs de fruits pourris (Keeseey et al., 2015). Ces différences dans la perception des odeurs concernent différentes niches écologiques : fruits frais contre fruits pourris (Rota-Stabelli et al., 2013). L'espèce n'a pas de compétiteur proprement dit chez ses congénères, les drosophiles (Chabert et al., 2013; Gibert, 2012; Rota-Stabelli et al., 2013). Mais, selon les auteurs, d'autres insectes ravageurs pourraient entrer en compétition avec elle pour cette niche écologique (*Rhagoletis cerasi* sur cerises notamment) (Gibert, 2012).

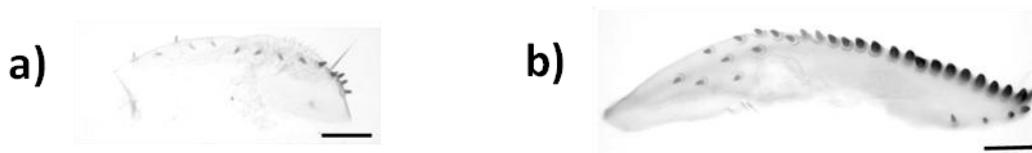


Figure 15 : Comparaison de morphologie entre l'ovipositeur de *Drosophila melanogaster* (a) et *Drosophila suzukii* (b) ; barre d'échelle = 50 μ m [d'après (Atallah et al., 2014)].

Toutefois, la femelle ne pond dans les fruits que si la force de résistance des pellicules est inférieure à 52 cN (Burrack et al., 2013). Au delà, il n'y a pas de ponte. Idem si le fruit est duveteux comme les pêches. Par contre, si ces fruits trop durs ou duveteux présentent des blessures, la femelle de *D. suzukii* pourra pondre à l'intérieur des pellicules blessées et devenir alors opportuniste comme les autres espèces de drosophiles (Atallah et al., 2014; Stewart et al., 2014). La quantité de ponte de *D. suzukii* dans les fruits augmente tout au long de leur maturité du fait de la moindre résistance des pellicules, plus faciles à perforer (Burrack et al., 2013). Le nombre de larves de *D. suzukii* par fruit n'est en général pas trop élevé (Hardin et al., 2015). En effet, selon la qualité du milieu, supposée variable selon l'hôte, les performances de l'insecte peuvent être impactées. Pour y remédier, le mécanisme mis en jeu par l'insecte est l'augmentation de sa durée de développement, ce qui impactera la dynamique de la population résultante. Il a été démontré également que la compétition intraspécifique entraîne une chute de la descendance de l'espèce, mais ce phénomène est compensé en présence de levures (Takahashi and Kimura, 2005). Il est intéressant de noter que les levures ont une influence sur la production des œufs de *D. suzukii* et pourraient être impliquées dans les mécanismes inhérents à l'acte ponte (Takahashi and Kimura, 2005).

2) **le phénotype hivernal** assure la survie hivernale de novembre à avril. Ce phénotype se conserve principalement sous forme de femelles fécondées (Rossi-Stacconi et al., 2016), tolérant des températures très basses et supportant même quelques périodes de gel (Stephens et al., 2015). Les

adultes de ce phénotype présentent une coloration plus foncée sur le thorax et les tergites (Panel et al., 2018; Shearer et al., 2016) (Fig. 16). Les adultes passent l'hiver dans la litière des feuilles dans les forêts, car les conditions microclimatiques sont adaptées (Zerulla et al., 2015). On assiste ainsi à une agrégation des adultes dans ce type de sites d'hivernation. Il permet à *D. sukii* de survivre en résistant au froid en hiver à l'état adulte. La reproduction ne sera possible qu'au printemps suivant (Toxopeus et al., 2016). En effet, durant cette période, les ovaires sont immatures et les femelles ne peuvent pondre de la fin de l'automne à l'hiver (Grassi et al., 2018; Panel et al., 2018). On parle alors de diapause "reproductive" (Grassi et al., 2018). La présence de ces formes hivernales peut s'observer par piégeage dans les habitats naturels et les zones cultivées (Rossi-Stacconi et al., 2016). La dynamique temporelle est assez bien décrite dans la littérature (Shearer et al., 2016) et la plus faible proportion du phénotype hivernal correspond à la période de présence des fruits des plantes hôtes (Kaçar et al., 2016).



Figure. 16 : Phénotype hivernal a) mâle et b) femelle de *Drosophila sukii* (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

Cette diminution en proportion correspond également à une augmentation de la maturité des ovaires des femelles qui est la plus élevée en été (Grassi et al., 2018). La phase de déclin de la proportion d'adultes hivernants coïncide avec le début des infestations au printemps, période où les femelles hivernantes sont alors capables de pondre des œufs viables (Arno et al., 2016; Grassi et al., 2018). Le gui est le premier hôte printanier en Allemagne par exemple (Briem et al., 2016) (Fig 17). Cet hôte pourrait ainsi permettre d'éviter le processus de goulot d'étranglement printanier (Schellhorn et al., 2015). La présence de *V. album* sur la canopée supérieure correspond aussi au comportement préféré de *D. sukii* pour cette zone de végétation (Tanabe, 2002).

En fin de saison, le phénotype hivernal apparaît à son maximum lors de la disparition des fruits de plantes hôtes réceptives, et l'insecte passe alors à sa diapause reproductive (Grassi et al., 2018). Ce passage par la forme hivernale est considéré comme un avantage phénotypique pour répondre aux variations environnementales (Bretman et al., 2015). Les variations de l'environnement, ici l'absence de nourriture et l'apparition de conditions climatiques défavorables, obligent l'insecte à s'adapter à la pénurie alimentaire. Les changements phénotypiques qui en résultent sont physiologiques (diapause reproductive, tolérance au froid...) et morphologiques visibles (colorations et taille). De tels changements dans la descendance sont en général d'héritage parental comme observés dans certains modèles comme chez les Coléoptères (Attisano and Kilner, 2015). On peut supposer qu'un tel phénomène existe chez *D. sukii*.



Figure 17 : Pontes de *Drosophila suzukii* sur une baie de gui (*Viscum album*) avec zooms sur les pontes et sur un œuf inséré dans la pulpe (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

III 2 c. Les risques sanitaires de l'insecte pour les cultures

Drosophila suzukii est devenue depuis 2009 l'un des ravageurs des fruits rouges les plus dangereux (Zerulla et al., 2015). C'est une espèce très polyphage avec de nombreuses plantes hôtes (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015). L'insecte s'attaque donc à une grande variété de fruits dans les habitats cultivés et sauvages (Santoiemma et al., 2019a), ce qui lui confèrent une continuité temporelle sur la saison entre ces deux types d'habitat (Poyet et al., 2014, 2015). En France, le rôle des plantes hôtes a été étudié récemment en Picardie (Poyet et al., 2015). Soixante-sept espèces de fruits ont été testées et la moitié ont permis un développement complet de *D. suzukii*, et environ un quart un développement partiel (soit une baisse du potentiel de multiplication de l'espèce). D'autres études à l'étranger confortent ces résultats et montrent le rôle important des genres *Rubus*, *Prunus*, *Sambucus* et *Phytolacca* sauvages dans le cycle biologique de *D. suzukii* (Kenis et al., 2016; Lee et al., 2015; Tonina et al., 2016).

Pour les cultures, cette drosophile est un ravageur important des fruits à noyau et des petits fruits rouges (Anonymous, 2013) avec des pertes de récoltes pouvant atteindre 80% de la production (Lee et al., 2011a). Les dommages associés sur les fruits sont notamment la destruction de la pulpe par les larves (Asplen et al., 2015). Les cultures les plus affectées sont la fraise, la cerise, la myrtille et les espèces du genre *Rubus* (mûres, framboises) (Burrack et al., 2012; Diepenbrock et al., 2016, 2017; Pelton et al., 2016; Rota-Stabelli et al., 2013). Cette sensibilité des petits fruits commence dès le changement de couleur et croît avec l'augmentation du °Brix des fruits (Lee et al., 2011b). Il existe néanmoins des différences selon les variétés et leur niveau de précocité (Burrack et al., 2013).

C'est de juin à novembre que l'on observe la période où les fruits sauvages et cultivés sont potentiellement sensibles (Santoiemma et al., 2019a). Il existe également une synchronie dans la dynamique de population en fonction de l'altitude et de la distance géographique, ce qui permet à l'insecte de suivre la phénologie de ses plantes hôtes dans le temps.

III 2 d. L'effet du paysage sur les populations de *Drosophila suzukii*

Rapidement, on s'est rendu compte que la proximité des verges de fruits avec la forêt, qui contient des plantes hôtes réservoirs de l'insecte, favorise la colonisation des parcelles cultivées

(Klick et al., 2015). On note ainsi une augmentation de la probabilité de captures de *D. suzukii* dans la culture (Hennig and Mazzi, 2018), mais aussi des niveaux d'infestation des fruits (Haro-Barchin et al., 2018; Santoiemma et al., 2018). Les forêts et les haies fournissent certes plusieurs hôtes sauvages alternatifs, mais aussi des conditions microclimatiques favorables à l'insecte (Cahenzli et al., 2018; Santoiemma et al., 2019b; Tait et al., 2020). En effet, la température et l'hygrométrie y sont plus favorables, ce qui va favoriser la dispersion de l'insecte (Tait et al., 2020). En peu de temps, l'insecte est capable d'aller de la culture vers les forêts pour se protéger des conditions climatiques. L'insecte réalise aussi un spillover entre les zones sauvages et les zones cultivées. Ce phénomène dépend de la phénologie de la culture hôte (Tonina et al., 2018a). Les habitats semi-naturels favorisent ainsi les dynamiques de population de *D. suzukii* en fournissant des hôtes alternatifs, un habitat pour l'hivernation et un refuge durant les périodes froides, chaudes ou sèches (Tonina et al., 2018a). Les populations de *D. suzukii* sont donc favorisées par la complexité du paysage, notamment l'abondance est accrue avec la couverture forestière (Haro-Barchin et al., 2018). La culture peut alors être rapidement colonisée à partir de ces refuges proches. Le paysage est donc d'une importance prépondérante sur les dynamiques de population de l'insecte que l'on observe dans les parcelles de fruits cultivés.

III 2 e. La surveillance des populations

Pour la mise en œuvre d'une stratégie ciblée de gestion de *D. suzukii*, il est important d'avoir un outil de piégeage sensible pour la détection, sélectif, pratique, économique et avec un faible impact environnemental (Tonina et al., 2018b). En effet *Drosophila suzukii* n'est pas la seule espèce de drosophiles capturées (Renkema et al., 2014) ; il en existe d'autres dont *D. melanogaster* (Delbac et al., 2014, 2017; Rouzes et al., 2012). Les études menées dans les cultures restent très simples en déterminant *D. suzukii* versus les autres drosophiles sans trop aller plus loin au niveau des communautés présentes (Delbac et al., 2017). Ceci peut s'expliquer par la simplicité des critères d'identification taxinomique de *D. suzukii* par rapport à la complexité et l'expertise nécessaire pour les autres espèces (Withers and Allemand, 2012). Néanmoins la connaissance des assemblages des drosophiles endémiques est une référence utilisée pour étudier les dynamiques de population dans le cas d'une introduction d'une espèce exotique (Antonacci et al., 2017). Notamment cela permet de déterminer les périodes d'activité et d'importance de *D. suzukii*, qui dans le cas du sud de l'Italie n'est pas l'espèce dominante et dont la période d'activité dans les pièges est surtout automnale (Antonacci et al., 2017). La localisation des pièges va également influencer les niveaux de captures et l'environnement paysager est déterminant (Briem et al., 2018). Les captures en forêts et bordures sont supérieures de celles en culture. Il ressort également que l'abondance des captures est fonction de la phénologie de la culture (Tonina et al., 2018a). Ces captures sont sous l'influence aussi des conditions climatiques (Briem et al., 2018; Tonina et al., 2018b), en forte baisse lors des périodes très froides ou très chaudes (Harris et al., 2014).

Pour les suivis des niveaux de population de l'insecte *in situ*, les pièges à appâts sont couramment utilisés bien qu'il n'a pas été clairement établi de lien captures-dégâts comme sur la plupart des cultures (Hamby et al., 2014; Justrich, 2013). Le bassin d'attraction de ces pièges à appât a été évalué à seulement 5,5 m (Hampton et al., 2014). L'attractivité des appâts utilisés n'est pas toujours corrélée avec leur sélectivité (Tonina et al., 2018b). Pour les Drosophilidae en général, le piège banane est le piège à appât classique (Medeiros and Klaczko, 1999). Il doit être attaché dans la végétation. On observe également un effet de synergie sur la quantité de captures de drosophiles avec l'appât

"Acide Acétique et Ethanol" qui présente en plus l'avantage d'être un attractif peu cher et non désagréable (Landolt et al., 2015).

L'appât usité pour *D. suzukii* est variable selon les auteurs, mais il est soit à base de vinaigre de cidre (Antonacci et al., 2017; Briem et al., 2018; Cini et al., 2012; Frewin et al., 2017), soit à base de levure (Frewin et al., 2017; Hamby et al., 2014), soit c'est un attractif commercial plus ou moins attractif et sélectif (Frewin et al., 2017; Harmon et al., 2019; Kirkpatrick et al., 2017; Tonina et al., 2018b). Les attractifs commerciaux sont plus attractifs et sélectifs que ceux artisanaux en règle générale (Frewin et al., 2017; Harmon et al., 2019; Tonina et al., 2018b) mais pas toujours (Kirkpatrick et al., 2017). Le contenant de piégeage a aussi son importance avec notamment la couleur rouge qui semble la plus attractive (Cini et al., 2012; Kirkpatrick et al., 2017; Renkema et al., 2014). Au final, ce sont les pièges qui combinent des signaux visuels et olfactifs performants qui sont le plus adaptés au monitoring de l'insecte (Kirkpatrick et al., 2017). Il est alors nécessaire d'avoir des leurres différents selon la période de piégeage et de l'objectif recherché de celui-ci (monitoring *versus* piégeage de masse) (Tonina et al., 2018b).

Les observations de pontes sur fruits, qui sont assez caractéristiques, peuvent être utilisées pour le monitoring mais cette technique est difficile à mettre en œuvre (Anonymous, 2013). Une méthodologie d'évaluation des infestations larvaires sur fruits existe aussi mais elle ne permet pas de discriminer directement les espèces de drosophiles présentes (Van Timmeren et al., 2017). Il existe notamment une méthode moléculaire d'identification mais la mise en émergence de ces larves sur milieu de culture à drosophiles reste la technique la plus simple (Dreves et al., 2014).

III 2 f. Les méthodes de contrôle

Parmi les méthodes de lutte proposées, l'application d'insecticides est la plus simple d'utilisation bien qu'elle soit jugée peu efficace (Chabert et al., 2013; Marchand, 2015). C'est néanmoins la principale méthode utilisée pour contrôler les populations (Cattel et al., 2018). Naturellement, la lutte biologique a été envisagée via notamment l'utilisation de parasitoïdes (Stacconi et al., 2015). Elle est malheureusement reconnue comme faiblement efficace (Iacovone et al., 2015). Seuls les parasitoïdes de pupes semble capables de se développer sur *D. suzukii* (genres *Trichopria* et *Pachycrepoideus*) (Chabert et al., 2013; Rota-Stabelli et al., 2013). L'insecte présente, surtout au stade larvaire, une résistance immunitaire liée à une charge hémocytaire élevée lui permettant d'encapsuler l'œuf du parasite (Poyet et al., 2013). Ceci peut aisément s'expliquer car la communauté des guêpes parasitoïdes natives en Europe n'est pas la plus adaptée pour réguler les pullulations de *D. suzukii* en raison d'une co-évolution moins importante que celle obtenue avec les espèces de drosophiles natives (Haro-Barchin et al., 2018). Il en va de même pour le niveau de régulation exercé par les prédateurs généralistes indigènes (Schmidt et al., 2019a). Néanmoins, les aires de distribution des espèces fruitières sauvages dans le milieu naturel, notamment les forêts, constituent des zones de refuge où la population de *D. suzukii* pourrait être limitée avant sa phase de dispersion vers d'autres cultures (Wolf et al., 2020). Dans le cadre d'une telle lutte biologique, le ciblage de l'espèce native *Trichopria drosophilae* peut néanmoins assurer un certain niveau de régulation naturelle (Mazzetto et al., 2016; Wolf et al., 2020). En effet les guêpes parasitoïdes natives des drosophiles sont supérieures en quantité dans les forêts (Haro-Barchin et al., 2018). Il est également possible d'augmenter le niveau de population de ce parasitoïde par des lâchers (Rossi Stacconi et al., 2018). Une autre piste envisageable est l'acclimatation d'une espèce exotique d'ennemi naturel. C'est le cas de *Ganaspis brasiliensis* qui a montré une efficacité dans le service de

régulation naturel de *D. suzukii* en Asie (Daane et al., 2016; Giorgini, 2019). D'autres agents de lutte biologique ont été testés dont les nématodes et les champignons entomopathogènes mais leur niveau d'efficacité reste très limité (Cuthbertson et al., 2014).

Les techniques utilisant du piégeage sont couramment utilisées. On peut citer par exemple les techniques de piégeage de Masse (type "Attract & Kill") (Hampton et al., 2014). Néanmoins, une nouvelle approche est à l'étude : l'utilisation de plantes pièges qui entraînent une mortalité de la descendance pondus sur les fruits de ces plantes (Ulmer et al., 2020). C'est potentiellement le cas du buisson ardent (*Pyracantha coccinea*), très attractif pour les adultes de *D. suzukii* et dont les fruits provoquent la mortalité du 2^e stade larvaire. Cette plante, de faible entretien et durable, peut être un bon candidat pour la lutte.

Une autre piste d'avenir est l' "Incompatibilité Cytoplasmique" (IC) qui consiste à utiliser un symbiote naturel, la bactérie *Wolbachia*, qui induit une stérilité conditionnelle des mâles de *D. suzukii* (Cattell et al., 2018). Utilisée dans le cadre de la "Technique d'Insecte Incompatible" (TII), elle vise à utiliser des lâchers de masse de mâles dits stérilisateurs, visant à contourner l'infection compatible héritée de la mère lors des accouplements. Des souches de *Wolbachia* sont potentiellement utilisables pour cette technique. Cette technique peut aussi être combinée avec la "Technique des Mâles Stériles" (TIS) qui consiste à produire des mâles stériles, via radiation, et ainsi limiter la descendance (Nikolouli et al., 2020). L'utilisation d'une dose de radiation de 45 Gray (Gy) permet d'assurer la stérilité des mâles de *D. suzukii*, sans affecter leur longévité, leur fitness et leur capacité de vol. Couplée avec la TII, la TIS a donné des résultats préliminaires encourageants pour la gestion des populations de *D. suzukii*.

Enfin, les méthodes prophylactiques (diminution des conditions d'humidité dans la culture, filets insect-proof,...) semblent non négligeables et présentent une certaine efficacité (Marchand, 2015; Tochen et al., 2016). On peut aussi citer l'assainissement des cultures de leurs déchets de récolte et la réduction des sites alternatifs de reproduction qui sont deux méthodes non chimiques et de tactique de gestion culturale qui aident les agriculteurs à réduire leur dépendance aux insecticides, ou au moins limitent les populations à des niveaux gérables (Bal et al., 2017).

III 3. La vigne et *Drosophila suzukii*

Arrivée récemment dans le vignoble européen (Rouzes et al., 2012), *D. suzukii* a occasionné des dégâts sur le raisin notamment dans le vignoble de Bordeaux depuis 2013 (Delbac et al., 2018a). En 2014, des attaques atypiques de pourriture acide (perte de récolte de 5%) ont été observées, en lien avec l'insecte (Delbac et al., 2017). Mais d'autres espèces de drosophiles étaient également présentes sur les grappes. Des observations similaires ont été réalisées en Suisse et en Italie. Les attaques sur le raisin se focalisaient essentiellement sur les cépages noirs, essentiellement le merlot en Gironde (Delbac et al., 2014). Depuis *D. suzukii* est clairement établie dans le vignoble bordelais et nécessite la vigilance des viticulteurs.

III 3 a. La problématique des drosophiles dans l'histoire de la viticulture

La vigne est une culture historique pour les études sur les drosophiles (Capy et al., 1987). *Drosophila melanogaster* et *D. simulans* ont été depuis très longtemps étudiées car elles sont à l'origine de la pourriture acide. Cette maladie est très dommageable, entraînant l'acidification rapide des grappes puis leur pourriture empêchant toute vinification. Elle dépend de la contamination des

baies par un consortium microbien (levures et bactéries acétiques) transporté par les drosophiles qui initient l'infestation (Barata et al., 2012a; Fermaud et al., 2000; Gravot, 2000). Lorsque la peau est endommagée, une grande quantité de sucre est disponible à la surface de la baie (Barata et al., 2012b), ce qui favorise l'augmentation des champignons ascomycètes avec une activité de fermentation élevée, y compris des levures, et des bactéries productrices d'acide acétique (Barata et al., 2012a). Les drosophiles sont alors attirées par les odeurs volatiles produites en grande quantité par la maladie sur les baies blessées. La pourriture acide a un impact sur la composition chimique et la qualité du moût et du vin (Barata et al., 2011a). On note en particulier une augmentation de la concentration en sucre, de l'acidité totale, de l'acidité volatile, des anthocyanes, des phénols totaux et de l'intensité de la couleur. L'acide acétique est notamment un marqueur caractéristique des baies atteintes par la maladie (Barata et al., 2012b).

Après quelques mois d'élevage, les vins issus de baies pourries acides présentent une instabilité de la couleur. L'éthylphényl-acétate et l'acide phényl-acétique, les deux arômes clés de la maladie que l'on trouve dans le vin (Barata et al., 2011b), sont responsables de l'odeur de miel, provoquant un rejet important à la dégustation des vins affectés (Campo et al., 2012). Un tri minutieux des raisins préalable à la vinification est alors nécessaire pour éliminer ceux qui sont atteints de la maladie et éviter ainsi ces altérations qualitatives (Marchand, 2015). Ces pratiques couplées avec les pratiques culturales (Linder et al., 2015a) induisent une augmentation des coûts de production (Ioriatti et al., 2015). Cette maladie est néfaste, d'autant plus pour les vins de haute qualité à prix élevé (Ioriatti et al., 2015). C'est notamment le cas pour les vins de Bordeaux.

III 3 b. L'arrivée de *Drosophila suzukii* dans le vignoble bordelais

Ces dernières années, *Drosophila suzukii* a rejoint la communauté des drosophiles associées à la pourriture acide en Europe. Cette espèce invasive a été observée pour la première fois dans les vignobles français par piégeage alimentaire dans les parcelles de vigne à Bordeaux en 2011 (Rouzes et al., 2012) et les premiers dégâts sur les raisins en 2013 (Delbac et al., 2014) (Fig. 18). Cette espèce est néanmoins la seule de son groupe taxinomique à pouvoir percer la peau épaisse du raisin, avec ou sans ponte d'un œuf (Atallah et al., 2014). Cet acte de ponte peut alors être associé à la vécation de bactéries nocives, telles que les bactéries acétiques (Ioriatti et al., 2015). Cet insecte est ainsi suspecté d'être un précurseur de l'épidémie de pourriture acide qui s'est déroulée dans le vignoble bordelais en 2014 (Delbac et al., 2017).

Jusqu'à récemment, le rôle sanitaire de *D. suzukii* sur le raisin restait ambigu (Iacovone et al., 2015). Dans la littérature, le statut de la vigne comme plante hôte n'était pas communément admis (Baker et al., 2010). En effet, concernant la survie de la descendance, moins de 10% des œufs pondus donnent des adultes sur le raisin (Ioriatti et al., 2015; Linder et al., 2013a) et donc peu d'adultes émergent des grappes (Lee et al., 2011b). La femelle ne peut pondre sur la baie de raisin que lorsque la pellicule est moins résistante, c'est-à-dire après le déclenchement de la véraison (Entling et al., 2019; Ioriatti et al., 2015; Shrader et al., 2019). Il existe une différence significative des niveaux d'infestation de l'insecte sur le raisin selon le cépage (Delbac et al., 2014; Entling et al., 2019; Shrader et al., 2019), avec les cépages noirs plus touchés que les cépages blancs, et la période de maturité de celui-ci (Shrader et al., 2019). La variation de sensibilité des cépages s'explique plus par la résistance de la pellicule de la baie de raisin à l'acte de ponte que par les propriétés chimiques de celle-ci (Entling et al., 2019). Les autres paramètres comme les dégâts préalables, le climat, l'environnement et la protection sanitaire montrent des impacts additionnels. *Drosophila suzukii* est supposée avoir

des effets négatifs sur la qualité du raisin durant la phase de maturation des grappes (Ioriatti et al., 2015). Ce caractère nuisible a été confirmé en tant qu'agent précurseur du développement des autres espèces de drosophiles associées aux épidémies de la pourriture acide des baies de raisin (Ioriatti et al., 2018; Rombaut et al., 2017). C'est plus cet aspect dégât indirect qui semble préjudiciable sur le raisin dans la région de Bordeaux, car l'insecte atteint rarement des niveaux de population, variables selon l'année, pouvant entraîner une destruction directe totale ou de nombreuses baies de la grappe (Delbac et al., 2018a).

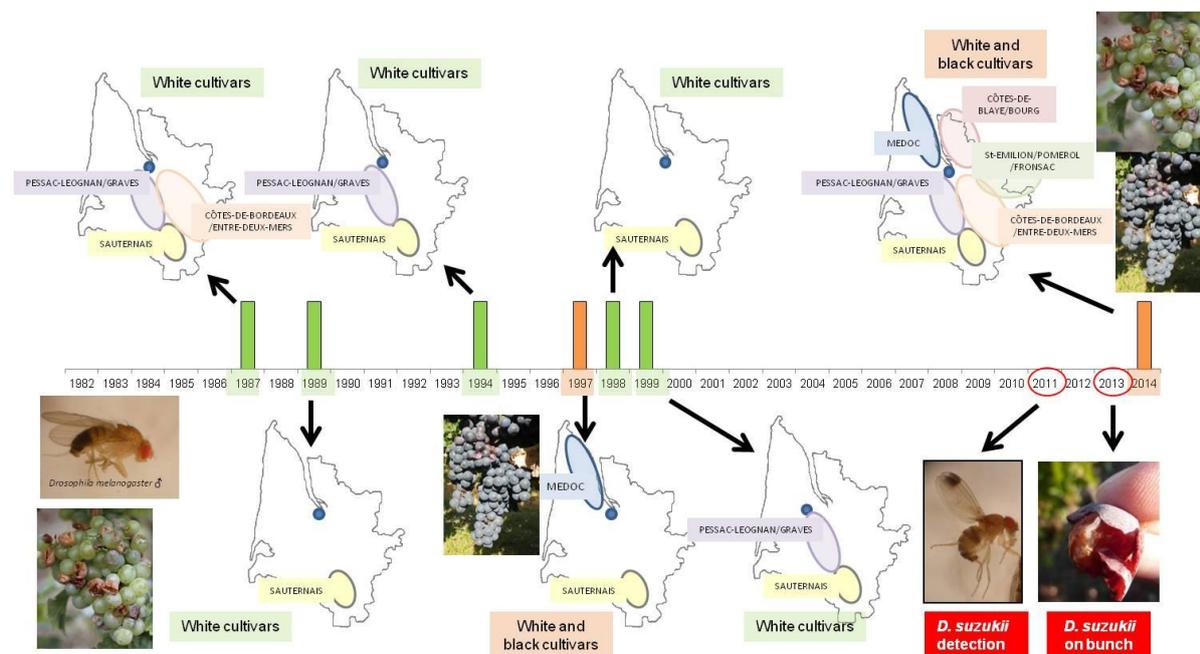


Figure 18. Situation chronologique des attaques de drosophiles et de pourriture acide dans le vignoble bordelais de 1982 à 2014 (barres vertes : pourriture acide détectée sur les cultivars blancs ; barres oranges : pourriture acide détectée sur les cultivars noirs et blancs). Jusqu'en 2010, les attaques de pourriture acide étaient localisées sur les secteurs de production de vins blancs (secs ou liquoreux) et principalement sur les cépages blancs sauf exception (1997 localement suite à un orage). En 2011, *Drosophila suzukii* est détectée dans le vignoble puis les premiers dégâts de l'insecte sur le raisin sont observés en 2013 au sud de la Garonne. L'année suivante, on assiste à une généralisation des attaques de la maladie sur l'ensemble du vignoble de Bordeaux, principalement sur les cépages noirs, ce qui n'avait jamais été observé historiquement. *Drosophila suzukii* était présent sur presque tous les échantillons récoltés [d'après (Delbac et al., 2017)].

Les enquêtes menées auprès des viticulteurs suisses de 2016 à 2018 ont montré que les attaques de *D. suzukii* dépendent bien du cépage mais aussi de l'année (Knapp et al., 2019a). Les dégâts durant cette période d'enquête ont été néanmoins limités avec peu de cas de développement de la pourriture acide. Néanmoins, *D. suzukii*, comme certaines espèces invasives, pourraient aussi jouer un rôle dans la contamination des grappes par *Aspergillus carbonarius*, champignon qui produit des métabolites secondaires toxiques telle l'ochratoxine A (Mondani et al., 2020). En effet les femelles insèrent leurs œufs dans les baies et les larves qui en éclosent creusent des galeries dans la pulpe de ces mêmes baies, favorisant ainsi l'installation du champignon. Ceci n'est possible que si la grappe attaquée n'est pas atteinte par le développement de la pourriture acide.

III 3 c. Les méthodes de gestion au vignoble

Parmi les pays viticoles les plus précocement infestés, la Suisse, via ses services officiels, a autorisé rapidement une règle de décision insecticide tenant compte de la présence d'adultes dans la parcelle et du niveau de pontes sur baies pour déclencher jusqu'à quatre traitements de la véraison à

la maturité (Linder et al., 2013b). L'efficacité n'était toutefois pas garantie et les effets secondaires potentiels se révélaient non négligeables (résidus dans le raisin, risque de résistance et image auprès des consommateurs). Les méthodes de lutte préconisées se sont orientées principalement vers des mesures prophylactiques déjà mises en œuvre contre le *Botrytis* (maîtrise de la vigueur, diminution de l'hygrométrie au niveau des grappes par effeuillage...) (Marchand, 2015). D'autres méthodes sont proposées comme les méthodes de piégeage de masse pour les petites surfaces isolées ou l'application de kaolinite calcinée sur les grappes (Linder et al., 2013a, 2015b). En pratique, la gestion menée par les viticulteurs suisses dépend du cépage, et ce sont essentiellement des mesures préventives qui sont mises en œuvre avec le piégeage de masse ou des méthodes prophylactiques telles la limitation du rendement et le tri des vendanges (Knapp et al., 2019b). La lutte insecticide restant marginale.

En France, la préconisation de lutte contre la pourriture acide, quelle que soit son origine, est la mise en œuvre des méthodes prophylactiques déjà pratiquées contre la pourriture grise (Delbac et al., 2015). Parmi ces mesures prophylactiques, il faut également rajouter la gestion correcte des déchets de récolte et des composts de raisin qui sont des ressources permettant la reproduction de l'insecte en fin de saison (Bal et al., 2017). Il a fallu attendre 2018 pour avoir en France l'homologation d'un produit insecticide de lutte directe contre *D. suzukii* (Baudet and Pringard, 2018).

L'évolution à terme de la gestion des populations de *D. suzukii* au vignoble s'oriente sur l'impact du paysage. *Drosophila suzukii* interagit avec son environnement paysager. Etant très polyphage et exploitant une large gamme de plantes hôtes situées dans des milieux cultivés et sauvages, on peut donc supposer des capacités de dispersion élevées pour cette drosophile en particulier depuis les plantes hôtes potentielles qui se trouvent en bordure des parcelles de vigne. Plusieurs études ont signalé la présence ou le niveau d'infestations significatives dans les zones viticoles à proximité des parcelles de plantes hôtes (Delbac et al., 2014; Marchand, 2015; Marchesini et al., 2014; Tiefenbrunner and Tiefenbrunner, 2017). Il a été souligné récemment que les mûres sauvages accroissent fortement les populations de l'insecte dans la végétation en bordure des parcelles de vigne tout au long de l'année ; l'abondance des *D. suzukii* dans les parcelles de vigne adjacentes augmentant seulement à certaines périodes de la saison (Weißinger et al., 2019). Toutefois, aucun impact sur les infestations n'a été signalé.

Les connaissances actuelles sont très limitées sur la communauté des drosophiles présentes dans le vignoble européen, et encore moins au niveau français. Ce type d'étude n'a jamais été entrepris en tant que tel et on assiste surtout à un ciblage aux espèces clés sur des périodes réduites en temps. Ainsi on ne peut estimer quel est l'impact de l'introduction de *Drosophila suzukii* sur la communauté viticole des drosophiles car les données antérieures sont inexistantes. Il est nécessaire de mettre en œuvre ce type d'étude pour connaître cette communauté et son évolution. Comment se comporte les niveaux de population de la communauté de drosophiles durant toute la période allant du début de l'hiver à la fin de l'automne ? Cette communauté est-elle présente sur d'autres fruits de plantes hôtes pressenties dans la littérature pour *D. suzukii* ? Le compartiment sauvage présent autour des parcelles de vigne sert-il de réservoir de *D. suzukii* dans le vignoble de Bordeaux ? Jusqu'à présent, aucune étude n'a été menée pour étudier comment la dynamique de cette drosophile peut être modifiée par la variation des plantes hôtes dans l'environnement proche du paysage viticole. L'estimation de la qualité de l'habitat est une préoccupation majeure en ce qui concerne les effets des caractéristiques de l'habitat sur la dynamique de population et l'identification des lieux ayant le plus grand impact potentiel. Notre objectif dans ce travail de thèse est d'arriver à explicitement considérer l'effet des dimensions spatiales et temporelles à l'échelle du paysage sur la communauté des drosophiles du vignoble. Mais également d'analyser l'effet de la distribution spatiale et temporelle des ressources et la part de variabilité expliquée par ces différentes composantes sur les dynamiques de population de *D. suzukii*.

IV. OBJECTIFS ET DEMARCHE GENERALE DE LA THESE

IV 1. Manques de connaissances, enjeux et démarche

Les études à l'échelle du paysage sont importantes pour comprendre la dynamique des populations et des communautés d'insectes. Néanmoins une intégration de la dimension temporelle au sein de ces analyses pour prendre en compte la continuité des ressources tout au long du cycle de vie de ces organismes mobiles est nécessaire. La disponibilité des ressources dans le temps aura une implication sur la dynamique de population des individus. Cette approche s'articule bien au niveau des espèces invasives car elle peut expliciter le maintien et la diffusion des espèces à l'échelle du paysage et au sein de la communauté native. Dans un agrosystème, ces processus sont d'autant plus importants qu'une communauté d'insectes peut contenir des ravageurs de cultures. Notamment les espèces polyphages et mobiles peuvent être favorisées par la présence de ressources complémentaires ou supplémentaires dans le paysage.

C'est dans ce cadre que se trouve notre sujet d'étude. *Drosophila suzukii* est une espèce récemment introduite et qui génère des dégâts dans les cultures de petits fruits rouges, dont la vigne. Cette espèce étant polyphage, son cycle semble particulièrement sensible aux successions dans le temps de différentes ressources, ainsi que la continuité spatiale de ces ressources. Le paysage joue t'il alors un rôle dans sa propagation en raison d'une multitude d'espèces sauvages hôtes dans les habitats naturels ? La vigne est une culture majeure de la région bordelaise, tant en surface qu'économiquement. Cette culture assure une ressource alimentaire très abondante et constante dans le temps. Elle est donc naturellement confrontée à ce ravageur. La viticulture est un modèle de monoculture intensive dont l'extension géographique depuis des décennies voire deux millénaires s'inscrit dans la modification du paysage par fragmentation. Ainsi le vignoble de Bordeaux ne peut croître depuis l'origine qu'en s'étendant sur les zones d'habitats naturels. Ces habitats contiennent des plantes hôtes potentielles à *D. suzukii*. Bien que les dégâts constatés soient principalement indirects en favorisant le développement des autres espèces de drosophiles qui génèrent la pourriture acide, l'année 2014 reste une année de référence pour les dommages liés à *D. suzukii*. Cela soulève la question pour les viticulteurs et les praticiens de la mise en œuvre pratique de la gestion du ravageur : quand et où doit-on le surveiller ?

Sous un aspect plus scientifique, les chercheurs se posent la question de déterminer le comportement de *D. suzukii* dans la communauté des drosophiles autochtones et de l'impact que cela peut avoir au niveau écologique. Mais comment se compose la communauté de drosophiles dans le vignoble ? Paradoxalement cette communauté de ravageurs a été très peu étudiée dans ce type d'environnement. Ces connaissances sont inexistantes ou très partielles et encore moins pour la région bordelaise. Si l'on y ajoute en général le manque d'études sur l'impact de la variabilité temporelle du contexte paysager, selon nous, énormément de connaissances restent à acquérir sur le triptyque paysage-vigne-*Drosophila suzukii*.

Pour répondre à ces interrogations, nous allons essayer dans ce travail de thèse de comprendre comment la continuité spatiale et temporelle des ressources (ici les plantes hôtes) permet d'expliquer les dynamiques de population de *Drosophila suzukii* au vignoble (précocité d'infestation des parcelles et abondance de l'espèce). L'analyse des différents contextes paysagers permettra d'aider à répondre à cet objectif.

Dans cette thèse, nous avons opté pour une approche dynamique du paysage, avec une description la plus fonctionnelle possible (donc à échelle spatiale faible pour être le plus exhaustif), ceci pour un ravageur invasif, polyphage, et qui est bien adapté à ce type de démarche. C'est également une espèce d'intérêt agronomique majeur sur certaines cultures, et dont les connaissances sur la vigne pourront être extrapolées aux autres cultures cibles.

Les enjeux appliqués sont de définir quels appariements de ressources favorisent la multiplication de cette drosophile et d'établir ainsi la typologie de parcelles ou de zones à risque pour un paysage donné. A terme, ce travail doit permettre de localiser les zones les plus adaptées pour la surveillance ou le monitoring de l'espèce dans une optique d'optimisation de la lutte.

Cette thèse s'articule sur des expérimentations de terrain couplées avec des observations et suivis de laboratoire d'échantillons récoltés. Le dispositif expérimental reposera principalement sur le suivi d'un réseau de parcelles sélectionnées le long d'un gradient paysager et comportant une continuité spatiale et temporelle des ressources dans le vignoble Bordelais. Des échantillonnages de populations de *D. suzukii* et d'autres drosophiles seront réalisés sur ces parcelles. Des prélèvements de fruits de plantes hôtes seront également réalisés. L'ensemble des données recueillies seront analysées statistquement pour tester les variables d'intérêt.

Ce travail a suivi le schéma suivant (Fig. 19), décomposé en 3 chapitres et répondant aux différentes hypothèses générales :

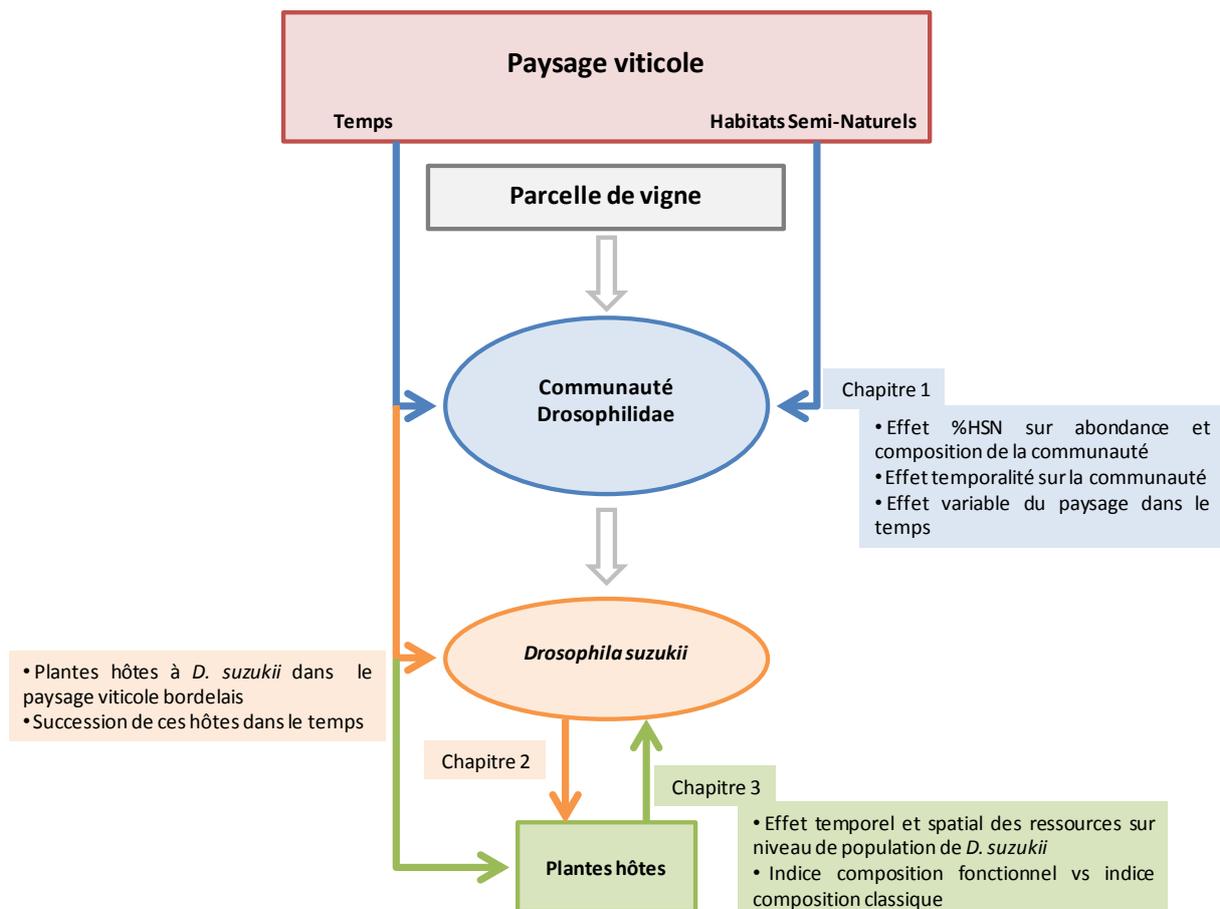


Figure 19 : Organisation de la thèse. Le paysage est considéré à une échelle spatiale de 100 m. Le temps est à intervalle mensuel.

IV 2. Objectifs des chapitres

Chapitre 1. Communauté des Drosophilidae et paysage viticole

Malgré de nombreuses études sur les effets du contexte paysager sur les communautés d'insectes phytophages, peu de travaux ont été menés sur les drosophiles et la variation saisonnière des effets du contexte paysager reste mal explorée. Dans ce chapitre, nous avons travaillé sur la communauté des Drosophilidae dans le vignoble. Nous avons utilisé pour cela le suivi de pièges attractifs placés au centre des parcelles d'un réseau de parcelles de vigne le long d'un gradient de complexité paysagère. Le piégeage a été mené sur toute une année. Nous avons cherché plus spécifiquement à tester les hypothèses suivantes :

- L'abondance et la diversité des Drosophilidae augmentent avec la complexité du paysage viticole.
- Cet effet du paysage est plus marqué pour les espèces généralistes comme *Drosophila suzukii*.
- L'effet varie avec le temps et entre les espèces en raison des différences de disponibilité des ressources.

Chapitre 2. Quelle est la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur les différentes espèces végétales hôtes dans le paysage viticole ?

La succession des ressources est un élément important des dynamiques de populations des insectes. Dans le cas des espèces généralistes et invasives, telle *D. suzukii*, cela passe par la disponibilité de différentes plantes hôtes dans l'espace et dans le temps. Les études bibliographiques sur les hôtes potentiels donnent parfois des résultats contradictoires. A partir de ces connaissances dans la littérature sur les plantes hôtes hébergeant l'insecte, nous avons cherché à déterminer expérimentalement celles qui pouvaient servir de ressources alimentaires dans le paysage. L'expérimentation que nous avons menée devait tester les hypothèses suivantes :

- Il existe différentes plantes hôtes pour *D. suzukii* dans le paysage viticole de Bordeaux.
- Ces plantes hôtes présentent une succession temporelle de leur fructification et de leur réceptivité à *D. suzukii*.

Chapitre 3. La prise en compte d'informations fonctionnelles permet-elle de comprendre les dynamiques de population de *D. suzukii* au vignoble ?

La structure spatiale des habitats dans les paysages façonne les populations. Pourtant, malgré des recherches de plus en plus nombreuses, l'association est assez peu connue sur la façon dont les composantes du paysage (la quantité des habitats) contribuent à la dynamique des populations de *D. suzukii*. La compréhension de ces relations a des implications importantes pour la surveillance et la gestion des populations de cet insecte ravageur. Par exemple, si l'on envisage de définir les sites d'observations les plus à risques épidémiques (*i.e.* zones à risque dans une région donnée), devrions-nous nous concentrer sur des paramètres d'identification des habitats (composition classique) ou sur des paramètres d'identification plus poussés de ces habitats (composition fonctionnelle). En d'autres termes, si l'on veut mettre en place des approches de politique publique via des systèmes d'alerte et une cartographie pour localiser les zones de cultures à risques où contrôler préférentiellement les ravageurs, il est important de définir les variables les plus prédictives pour y parvenir.

Dans ce chapitre, nous cherchons à comprendre le rôle des ressources alimentaires sur la présence de *D. sukii*. A partir des données obtenues dans les expérimentations menées dans les deux chapitres précédents, nous élaborons un indice de composition fonctionnel basé sur la présence spatiotemporelle de plantes hôtes ressources pour les populations de *D. sukii* et testons le lien avec les données de piégeage des parcelles correspondantes. Nous comparons les résultats obtenus à celui de l'indice de composition de référence (% habitat semi-naturel) classiquement usité en Ecologie du paysage.

L'objectif de ce chapitre est de tester les hypothèses suivantes :

- Les niveaux de population de *D. sukii* capturés dans les parcelles de vigne sont dépendants des ressources nutritives présentes en bordure de champ.
- L'utilisation d'une approche fonctionnelle doit être envisagée pour prédire les niveaux de population d'adultes de *D. sukii* dans les parcelles de vigne.

METHODES

I. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Nous avons défini notre zone d'étude dans le secteur de Saint-Emilion, près de Libourne, situé à 40 km à l'Est de Bordeaux (Fig. 20). Cette zone viticole de 12 000 ha représente une homogénéité climatique et de pratiques culturales (Verpy et al., 2014). En juillet 2016, une prospection de terrain a été réalisée pour identifier vingt parcelles de vigne correspondant à l'objectif de créer un réseau de parcelles avec la moindre variabilité intra-parcellaire (cépage = merlot et mode de production = conventionnel).

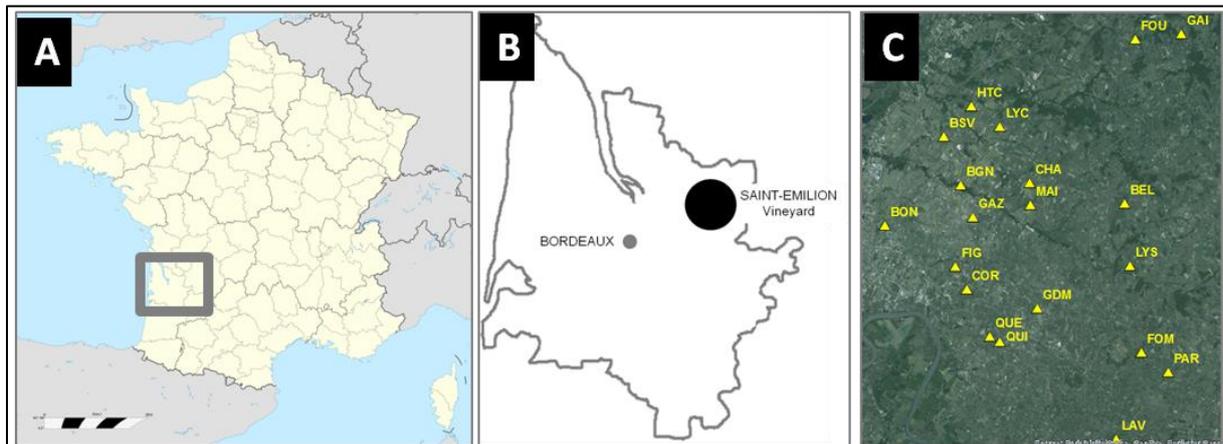


Figure 20. Zone d'étude. A) Carte de France avec la région de Bordeaux en encadrée ; B) Carte du département de la Gironde, mettant en évidence le vignoble de Saint-Emilion avec un cercle ; C) Image satellite du vignoble de Saint-Emilion avec les positions des parcelles étudiées (crédit : ArcGis®).

Autour de ces parcelles, nous avons effectué un inventaire et une géolocalisation des plantes hôtes ressources autres que la vigne telles la mûre sauvage, le sureau noir, le cerisier... Ce travail de prospection a été effectué dans un rayon de 100 m autour de chaque parcelle. Différentes zones d'observation, dénommées "Buffers", pouvant aller jusqu'à 3000 m autour du point d'observation peuvent être utilisées en Ecologie du paysage (Tscharntke et al., 2005a). Nous nous sommes arrêtés à une échelle spatiale beaucoup plus faible car elle nous autorise d'être exhaustif dans l'inventaire des plantes ressources. Cette démarche nous a permis de définir une grande variabilité de composition et de configuration du paysage et de ressources (Fig. 21).



Figure 21. Vues aériennes des vingt parcelles du réseau d'expérimentation ; échelle 1/1500^e (crédit : ArcGis®).

Pour chaque parcelle, une digitalisation du paysage a été effectuée avec le logiciel ArcGis 10.4 et différents indices paysagers de composition ou de configuration ont été calculés (entre autre d'après la classification de (McGarigal and Marks, 1995)) relative soit au paysage proprement dit, soit aux ressources. Les indices ont été calculés autour de chaque piège utilisé (Fig. 22). Par exemple, dans notre réseau, le pourcentage d'Habitats Semi-Naturels (HSN) varie de 0 à 31,7 % et la distance euclidienne la plus courte entre la bordure et les ressources (NextN) varie de 4,7 m à plus de 100 m. Nous avons sélectionné seulement neuf indices paysagers, à raison de deux à trois indices de composition ou de configuration à l'échelle du paysage ou des ressources, dont ceux précités. Les différents métriques sont corrélés entre eux, comme ce qui a été observé pour d'autres études (Roschewitz et al., 2005; Woltz et al., 2012). Nous avons retenu HSN comme indicateur paysager pour nos analyses car c'est celui avec lequel nous avons sélectionné nos parcelles et qui donc structure notre dispositif. C'est également un indice pertinent pour décrire comment le paysage affecte les processus à l'échelle des populations (Dunning et al., 1992).

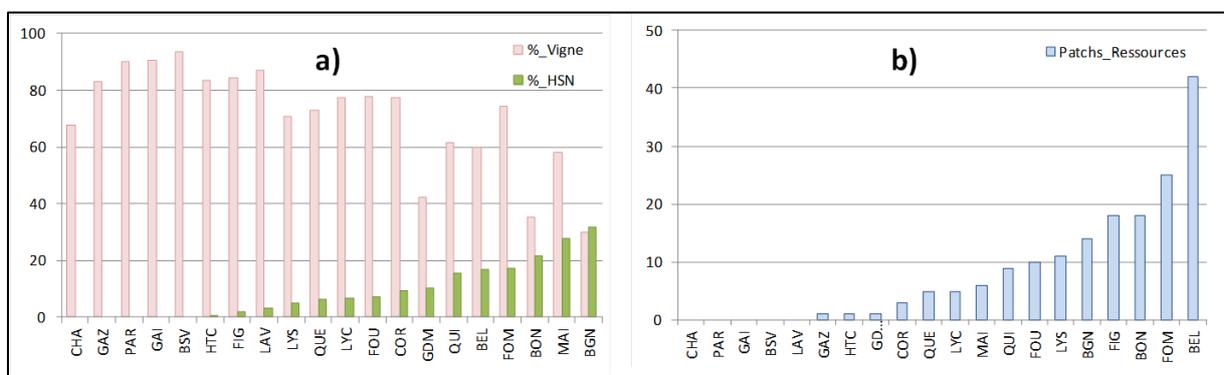


Figure 22. Exemples de distribution d'indices paysagers dans le réseau de parcelles : a) type % LAND avec % surface en vigne (rose) et % habitats semi-naturels (vert) ; b) nombre de patches ressources.

II. OBSERVATIONS, MESURES ET PRELEVEMENTS REALISES

Les suivis des populations de drosophiles sont réalisés :

- par captures d'adultes avec des pièges attractifs fabriqués à partir d'une bouteille type eau gazeuse d'un litre percée de 20 trous de 5 mm sur la partie haute et remplie de 125 ml d'appât (1/3 vin rouge, 1/3 vinaigre de cidre, 1/3 eau et quelques gouttes de mouillant) (Anonymous, 2015b) (Fig. 23).
- par prélèvements de fruits sauvages et de raisin puis mise en émergence au laboratoire.

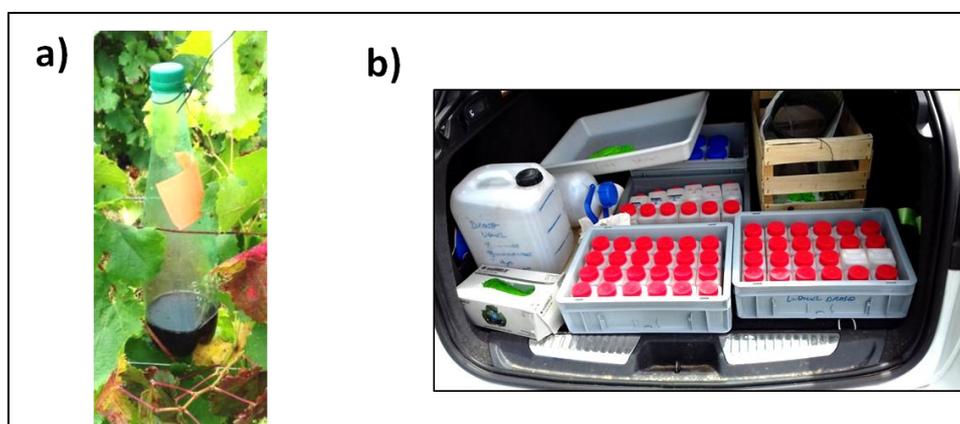


Figure 23 : Dispositif de piégeage avec (a) piège attractif utilisé & (b) doses d'attractif emmenées sur le réseau de parcelles (crédit : Lionel Delbac, INRAE).

Durant toute la durée de l'expérimentation nous avons contrôlé les infestations sur les fruits présents dans un rayon de 100 m autour de chaque piège de la parcelle. Pour cela nous avons créé un rayon général que nous avons transféré sur un smartphone Android équipé du logiciel OpenStreetMap Automated Navigation Directions (OsmAnd), qui permet une localisation facile sur le terrain (Lochlainn et al., 2018). On délimite ainsi l'aire de prospection (Fig. 24).



Figure 24 : Buffer général délimitant l'aire de prospection sur le terrain résultant de la fusion des Buffers de 100 m autour de chacun des pièges d'une même parcelle (cas de la parcelle LAV) : a) élaboration sous ArcGis ; b) transfert en format GPX pour GPS sous interface OsmAnd (crédit : ArcGis® & OsmAnd).

Pour l'identification des ressources à collecter nous nous sommes appuyés sur l'étude réalisée en Picardie sur les plantes hôtes potentielles de *D. suzukii* (Poyet et al., 2015). Nous l'avons complétée de quelques informations d'autres études en Europe et Amérique du Nord (Kenis et al., 2016; Lee et al., 2015). A partir de la présence de ces plantes hôtes en Gironde (d'après le site web du Réseau des Botanistes Francophones : <https://www.tela-botanica.org/> (Heaton et al., 2011)), nous avons établi une liste de 46 espèces végétales d'après leur capacité de développement vis-à-vis de l'insecte (développement complet, partiel ou non hôte) (Poyet et al., 2015) (Tab. 2).

Tableau 2 : Classification des plantes de l'environnement paysager présentes en Gironde selon leur capacité de niche trophique vis à vis de *Drosophila suzukii*.

	Développement complet			Développement partiel		non hôte
	>2 adultes/fruit	1 à 2 adultes/fruit	<1 adulte/fruit	œufs et larves	pas larve	pas de ponte
Mûre sauvage	Fraisier des bois	Bourdaïne	Cerisier ou Merisier à grappes	Buisson ardent	Bryone dioïque	
Bellagone	Merisier	Morelle noire	Nerprun purgatif	Houx	Fusain d'Europe	
Cerisier Ste Lucie	Murier	Morelle douce-amère	Cassissier	Cornouillier sanguin	Genevrier commun	
Cerisier noir	Chèvrefeuille des haies	Sureau noir	Viorne aubier	Vigne vierge	Troëne commun	
Framboisier	If commun	Alkékenge ou Amour en cage		Aubépine monogyne	Chevrefeuille des jardins	
Gui	Sureau hièble	Mahonia faux houx		Asperge	Néflier	
	Prunellier	Teinturier		Fragon faux houx	Sceau de Salomon multiflore	
	Groseiller à grappes	Argousier			Rosier des chiens	
		Laurier du Portugal			Sorbier des oiseleurs	
		Arum tacheté			Laurier-tin	
		Symphorine blanche				

Pour chaque collecte de fruit d'une espèce végétale, en général 30 fruits, nous évaluons les quantités de ponte puis réalisons des mises en émergence, au laboratoire, à 22°C de 14 jusqu'à 21 jours pour certaines espèces de fruits comme spécifié dans la littérature.

Les adultes piégés et issus des émergences sur raisin ont été sexés et identifiés jusqu'à l'espèce sous loupe binoculaire (Fig. 25) en utilisant une faune spécialisée (Baechli et al., 2004) et complétée pour *D. suzukii* (Withers and Allemand, 2012). Les critères taxinomiques utilisés prennent en compte des notions comme la couleur, les peignes sexuels et l'appareil sexuel des mâles ou l'ovipositeur des femelles, les ailes, les yeux, l'abdomen, la taille, les pattes, les antennes...

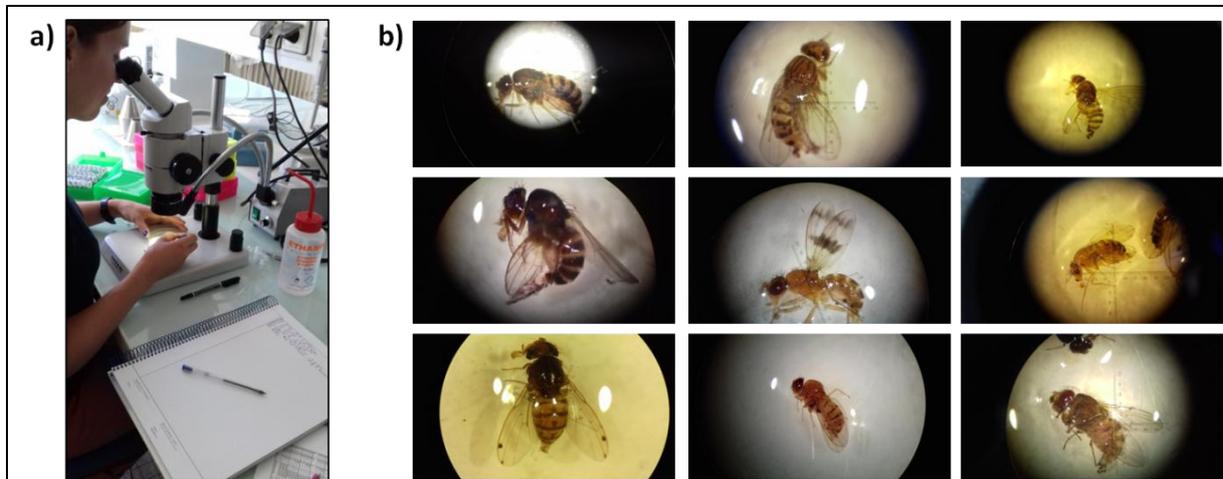


Figure 25 : Identification des drosophiles : a) tri et détermination sous loupe binoculaire ; b) quelques exemples des espèces capturées durant l'expérimentation (crédit : Lionel Delbac, INRAE).

II 1. Détermination de la communauté des Drosophilidae dans les paysages viticoles bordelais.

Pour cette expérimentation, le suivi des adultes est réalisé *via* la mise en place de 3 pièges distants de 10 m linéaires les uns des autres et situés au centre de la parcelle. Ils sont mis en place une fois par mois pour une durée de capture d'une semaine durant toute l'année. L'expérimentation a débuté le 2/9/2016 et a pris fin le 20/12/2017. Nous avons délimité la période d'analyse des données à l'année 2017 seulement.

II 2. Identification de la succession des différentes plantes hôtes à *Drosophila suzukii* dans les paysages viticoles du bordelais.

Du 27/7/2016 au 20/12/2017, les infestations de *D. suzukii* ont été évaluées sur les fruits sauvages autour de la parcelle et sur le raisin dans un rayon de 100 m autour des pièges. Les fruits présents ont été prélevés pour comptabiliser la ponte sous loupe binoculaire puis suivre les émergences après mise en incubation en chambre climatique des lots prélevés.

II 3. Distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires et niveaux de populations de *Drosophila suzukii* en vignoble bordelais.

A partir des données précédentes de piégeage et d'émergences sur les fruits, un indice fonctionnel prenant en compte la distribution spatio-temporelle de ces ressources alimentaires a été créé pour établir un lien avec les niveaux de captures de *D. suzukii* dans les parcelles correspondantes. Les analyses ont été réalisées sur les données obtenues en 2017.

CHAPITRE 1

Communauté des Drosophilidae et paysage viticole

I 1. Description de l'étude

L'échantillonnage réalisé tout au long de 2017 avait pour but de déterminer l'évolution dans le temps de la communauté viticole des drosophiles, d'analyser la temporalité des espèces qui la compose et de comprendre les effets du contexte paysager sur cette communauté (Fig 26).

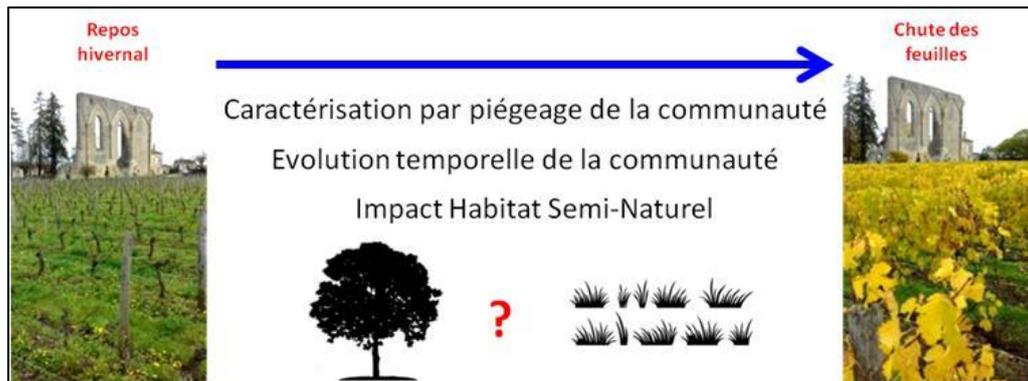


Figure 26 : Schéma du déroulement de l'expérimentation durant une année du cycle végétatif de la vigne avec une cadence mensuelle des observations, soit de janvier (stade repos hivernal) à décembre (stade fin de la chute des feuilles). La caractérisation de la communauté a été réalisée en 2017 par piégeage attractif au sein des parcelles de vigne (crédit : Lionel DELBAC & Sylvie Richart-Cervera, INRAE).

I 2. Participation de Lionel Delbac

Conception de l'expérimentation : 40% (+ A. Rusch 30% et D. Thiéry 30%)

Réalisation des relevés : 90% (+ D. Binet)

Tri des individus, identification : 90% (+ D. Binet)

Analyse et traitement des données : 80% (+ A. Rusch)

Rédaction de la publication : 60% (+ A. Rusch, D. Thiéry et conseils des 3 membres du CST)

Soumission de la publication : 80% (+ A. Rusch, D. Thiéry) ; corresponding author = Lionel Delbac

I 3. Historique de l'article publié dans "*Basic and Applied Ecology*"

Ce travail a fait l'objet d'un article accepté en août 2020 dans un journal reconnu en Ecologie appliquée (*Basic and Applied Ecology* (BAAE), Journal Impact Factor 2019 = 3,156 ; classement = 45^e/168 journaux en Ecologie). La première version de l'article a été rédigée en décembre 2018 pour une soumission à *Landscape Ecology*, puis à BAAE :

13/12/2018 : 1^{ère} version de l'article

14/11/2019 : soumission à "*Landscape Ecology*" (ref. LAND-D-19-00452)

25/11/2019 : rejet durant la phase d'évaluation préliminaire par l'Editeur (le manuscrit reflète un travail rigoureux et minutieux mais n'apporte pas suffisamment d'éléments nouveaux sur les principaux sujets de recherche en Ecologie du paysage)

26/11/2019 : soumission à BAAE (ref. BAAE-S-19-00142)

22/1/2020 : retour de l'Editeur avec "Major Revisions" pour l'article

26/2/2020 : demande d'une rallonge de temps pour la réponse

27/2/2020 : retour de la revue avec accord d'une rallonge de temps de 15 jours

18/3/2020 : soumission de la version révisée R1 de l'article à BAAE

16/7/2020 : demande de l'état d'avancement de l'article à l'Editeur en chef

25/7/2020 : réponse du Directeur de publication de BAAE que l'article est sur le point d'être accepté et qu'il va le relire pour m'envoyer rapidement la notification

26/7/2020 : réponse officielle de BAAE pour l'article = "Minor Revisions". Pas de changement nécessaire, essentiellement de la mise en forme avant publication

31/7/2020 : soumission de la version révisée R2 de l'article à BAAE

6/8/2020 : acceptation de l'article par BAAE

10/8/2020 : publication en ligne de l'article sur le site de la revue :

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1439179120300839>

DELBAC L., BINET D., RUSCH A., THIERY D., 2020. Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes. Basic Appl. Ecol. 48, 83-91. (Cf Annexe 2)

I 4. Résumé de l'article

L'expérimentation a été menée sur un réseau de vingt parcelles de vigne sélectionnées selon un gradient de proportion d'habitats semi-naturels (%HSN) dans le paysage viticole de Bordeaux. La communauté de Drosophilidae a été échantillonnée par piégeage durant l'année 2017. Les analyses démontrent un effet positif global du %HSN sur l'abondance des espèces de drosophiles mais pas sur la richesse en espèces raréfiées. Il ressort également de fortes variations saisonnières dans la composition de la communauté avec une différenciation temporelle majeure entre les deux espèces dominantes de la communauté, *Drosophila subobscura* et *Drosophila sukii*. L'étude a révélé que la composition des communautés de Drosophilidae dans le vignoble est fortement influencée par la période de l'année. La variation dans l'espace et le temps des ressources clés telles que les plantes hôtes ou les habitats qui servent d'abris dans le paysage sont les facteurs qui affectent la composition des communautés de Drosophilidae dans les cultures.

Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes

Lionel Delbac^{a,*}, Adrien Rusch^a, Delphine Binet^{a,b,c}, Denis Thiéry^a

^aSAVE, INRAE, Bordeaux Science Agro, ISVV, Villenave d'Ornon, France

^bSVQV, INRAE, Université de Strasbourg, Colmar, France

^cpresent address: ALTOPICTUS, Mérignac, France

*Corresponding author. Tel.: + 33 557122627

E-mail address: lionel.delbac@inrae.fr.

Abstract

Studies at the landscape scale are important to understand insect population and community dynamics. Despite numerous studies on the effects of landscape context on phytophagous insect communities, few studies were conducted on fruit flies and the seasonal variation in the effects of landscape context remains poorly explored. Here, we investigate how landscape composition affects Drosophilidae communities in vineyards and how these effects vary over time. To do this, we sampled Drosophilidae communities in 20 vineyards selected along a gradient of proportion cover of semi-natural habitats in the landscape over a whole year in southwestern France. We found an overall positive effect of increasing proportion of semi-natural habitats in the landscape on abundance of drosophilid species but not on the rarefied species richness. We also found strong seasonal changes in community composition with a major temporal differentiation between the two dominant species of the community, *Drosophila subobscura* and *Drosophila sukuzii*. Our study revealed that the composition of the Drosophilidae communities in vineyards is strongly influenced by the proportion of semi-natural habitats and the time of year. Our results suggest that the variation in space and time of key resources such as host plants or overwintering habitats in the landscape is a key factor affecting community composition of Drosophilidae in crops.

Keywords:

Drosophilidae, Grapevine, Biodiversity analysis, Community ecology, Semi-natural habitat, Landscape

Introduction

Agricultural intensification manifested by the intensive use of agrochemical inputs, the fragmentation of semi-natural habitats or low crop diversity is a major factor affecting biodiversity dynamics in agricultural landscapes. Semi-natural habitats like grasslands, forests or hedgerows, are often seen as key habitats for a wide range of animal species such as for birds (Mühlner et al., 2010) insects (Ellis et al., 2017) and spiders (Clough et al., 2005). These habitats provide key resources for these organisms such as nesting or overwintering sites, refuges from disturbance, as well as food or host sources (Rusch et al., 2010). It is now well demonstrated that exploring how landscape structure, both in terms of composition and configuration, affects population and community dynamics in agricultural landscapes provides relevant information about how species exploit their resources and disperse through their environment (Fahrig et al., 2011).

Recent studies showed that phytophagous insects and their natural enemies very often respond to the proportion of semi-natural habitats in agricultural landscapes (Chaplin-Kramer et al., 2011).

However, controversial results about the effects of landscape context on pests and beneficials have recently been highlighted, making it difficult to generalize conclusions about how phytophagous insects respond to change in landscape structure (Karp et al., 2018). Increasing landscape complexity (defined as the proportion of semi-natural habitats in the landscape) usually promotes top-down control of phytophagous insects by their natural enemies (Chaplin-Kramer et al., 2011). However, landscape complexity can also directly affect phytophagous insects either through positive bottom-up effects mediated by the provision of key resources such as overwintering sites or alternative food (Rusch et al., 2010) or through negative bottom-up effects mediated by inadequate habitats or barriers to their dispersal (Gustafson and Gardner, 1996). Most insects are able to move around patches of suitable resources and to use different habitats to find an environment suitable for their development. Species traits such as dispersal abilities or diet breadth can shed light about how species respond to landscape structure (Martin et al., 2019). However, very few studies have examined how communities of phytophagous insects respond to change in landscape composition especially in the case of Generalist species that can use several host plant species in the landscape. Generalists species often perform better than specialists in complex and variable environments due to their global plasticity (Wang et al., 2017), often inducing the replacement of specialist species and a functional homogenization at the community level (Clavel et al., 2011).

Studies investigating the effect of landscape context on arthropod communities rarely explore the temporal variability in landscape effects (but see (Raymond et al., 2015)). However, top-down and bottom-up forces that shape population or community dynamics are not constant in time (Kindlmann and Burel, 2008). Disruptions in temporal continuity in resources can have major effects on dynamics of a target organism (Schellhorn et al., 2015). Resource continuity is thus assumed to be a critical factor driving the magnitude and the direction of spillovers through complementation (i.e. different types of habitats provide different types of resources) or supplementation (i.e. different types of habitats provide similar resources but of different quality) (Dunning et al., 1992). Complex landscapes with high and more continuous resources are thus expected to support more abundant and diverse phytophagous communities than simple landscapes. However, to our knowledge, no empirical study examined the temporal variability in the effects of landscape structure on a community of phytophagous insects that are potential threats to crops.

Here, we investigated how landscape composition shapes the Drosophilidae community in vineyards and how these effects vary over time. In our study system, the Drosophilidae community is interesting because it is associated with grape, a crop of major economic importance in the world and with key environmental issues as it is highly treated with pesticides. Drosophilids are associated with grape, infesting both maturing fruits but also vine in cellars (Capy et al., 1987). In recent years, the invasive polyphagous species *Drosophila suzukii* entered this community in European grapevine (Rouzes et al., 2012). We expected that abundance and richness of Drosophilidae would increase with the complexity of the landscape, particularly for generalist species including the invasive *D. suzukii*. Moreover, we hypothesized that this effect would vary through time and between species due to differences in resource availability in time.

Materials and Methods

Study sites

The Bordeaux wine-grape growing region covers an area of approximately 125,000 ha which is about 16% of the French viticulture, and receives about 16 pesticide treatments a year per unit area. We

selected our study area in the Saint-Emilion wine-growing zone located 40 km east of Bordeaux (approx. 44°54'N, 0°09'W). This 12,000 ha "Appellation d'Origine Contrôlée" area represents homogeneous climate and cultural practices. Our study system consisted of 20 vineyards selected along a landscape complexity gradient. We calculated the proportion of Semi-Natural Habitat (SNH) as the percentage of land consisting of woodland, grasslands, hedgerows and shrubs. SNH ranged from 0 to 31.7% in our experimental design. The proportion of SNH was calculated using ArcGis software (Version 10.4, ESRI) in a 100 m radius around each vineyard plot. This radius is suitable to calculate the effect of the landscape on drosophilid flies in vineyards (Delbac et al., 2018b). We only use SNH for the analyses because it is the descriptor that structures our landscapes and is a commonly used variable in landscape analyses. This proxy of landscape composition is relevant to describe how landscapes affect processes at the population level (Dunning et al., 1992).

Monitoring and identification of the Drosophilidae

For the monitoring of Drosophilidae populations, adults were caught using the attractive model trap recommended by the French Agriculture authority on vines. It consists of a 1-L mineral water bottle pierced laterally with twenty 5 mm holes in the upper part and filled with 125 ml of bait (1/3 red wine, 1/3 cider vinegar, 1/3 water and a few drops of wetting agent). For each plot, we set up three traps 10 m apart and located in the center of the plot. They were set up for a period of 7 days each month from January to December 2017 (*i.e.* 12 capture sessions). After each session, the trap contents were analyzed in the laboratory and the caught individuals were stored in 70% ethanol. Adults were then identified to species using a fauna of Drosophilidae (Baechli et al., 2004) and criteria published for *D. suzukii* (Withers and Allemand, 2012).

Statistical analysis

To test the effect of landscape complexity and time of trapping on abundance and species richness of drosophilid species, we used Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). We fitted GLMMs with appropriate error distribution to examine the effects of SNH and the trap session, and their interaction, on individual and total abundance of drosophilid species (Poisson error distribution) and on community rarefied species richness (Gaussian error distribution). The trapping session and SNH were included as fixed variables. SNH in the landscape was scaled (by subtracting the mean from each value and then dividing by the standard deviation) before analyses to help with model convergence. The sites and traps within each site were included as nested random factors. We also included an observation-level random effect to correct for overdispersion in the count data. Diagnostic residual plots of all full models were confirmed using the DHARMA package (Hartig, 2019). Spatial autocorrelation in the residuals was explored using variograms, and no spatial autocorrelation was detected. Prior to these analyses, we also calculated the rarefied richness. We compared the model outputs of the two modes of calculating species richness, and present only the results from the rarefied richness.

To further explore the temporal changes in community composition we used distance-based Redundancy Analysis (db-RDA) on Drosophilidae communities using the trap session and SNH as explanatory variables (Legendre and Legendre, 2012). We used Bray-Curtis dissimilarity matrices.

In the analysis, we discarded data from February because of 35% of missing data. Three other traps failed in April and May but these data were included as missing values. The analyses were performed in R version 3.5.1 (R Core Team 2018) using the lme4 (Bates, 2019), the emmeans (Lenth et al., 2020) and the vegan (Dixon, 2003) packages.

Results

Overall Drosophilidae community

In total, 686 baited traps were surveyed and 47,881 individuals belonging to 17 species were caught (see Appendix A: Fig. 1). Thirty-three individuals could not be identified (thus 0.06%). Ten species are rather rare taxa (each species representing less than 0.1% of the total number of individuals): *Chymomyza ameona*, *Drosophila ambigua*, *Drosophila bifasciata*, *Drosophila busckii*, *Drosophila kuntzei*, *Drosophila testacea*, *Drosophila transversa*, *Drosophila tristis*, *Hirtodrosophila cameraria* and *Phortica variegata*. The other seven species represented 99.6% of the total number of individuals: *Drosophila hydei*, *Drosophila immigrans*, *Gitona distigma*, *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans*, *D. suzukii* and *Drosophila subobscura*. These last two species were largely dominant as they represented 90% of the individuals caught. Interestingly, the abundance peaks of these two dominant species were different with high number of individuals of *D. subobscura* caught in winter while *D. suzukii* peaked in late summer-early fall (see Appendix A: Fig. 2 and Table 1). Over the entire trapping period, the number of species varied from 7 to 14 species per plot depending on the site.

Effect of landscape on Drosophilidae community

GLMMs revealed that SNH, the trap session and their interaction all had a significant effect on total abundance of Drosophilidae and the abundance of the two dominant species (Fig. 1: A1, A2 and A3 and see Appendix A: Table 2). The significant effect of the interaction between the trap session and SNH (ANOVA effect for all three models: $p < 0.001$) indicated that the positive effects of SNH on abundance varied over time; the effect of this variable was always positive. The strongest effect was found for December and January and the weakest in March and from August to October (Fig. 1: B1, B2 and B3). For rarefied species richness there was no effect of SNH (ANOVA effect: $p = 0.954$) since it was positive at the beginning of the year, then null and finally negative in October (see Appendix A: Fig. 3).

Temporal change in the drosophilid community

The redundancy analysis showed distinct Drosophilidae communities (db-RDA: $F=4.084$, $p < 0.001$, Fig. 2). We found significant effects of trap session, SNH as well as their interaction on community composition (Table 1). Species composition of catches made in January to May differed considerably from the catches made later in the year (Fig.2). On this ordination graph, there is a significant shift in the position of the community between May and June. The projection of drosophilid species on the biplot clearly shows that the two species explain this community evolution well: *D. subobscura* is linked to the winter community, occurring in with January to April, while *D. suzukii* belongs to the fall community, especially September and October. These two dominant species drive the temporal evolution of the community. Also these two dominant species were positively associated with SNH, variable with the highest score on the CAP2 axis. The significant interaction between the trap session and SNH ($p < 0.001$) shows that the effect of these two variables varies over time. Axis CAP1 can be likened to a temporal effect while axis CAP2 can be likened to a landscape effect.

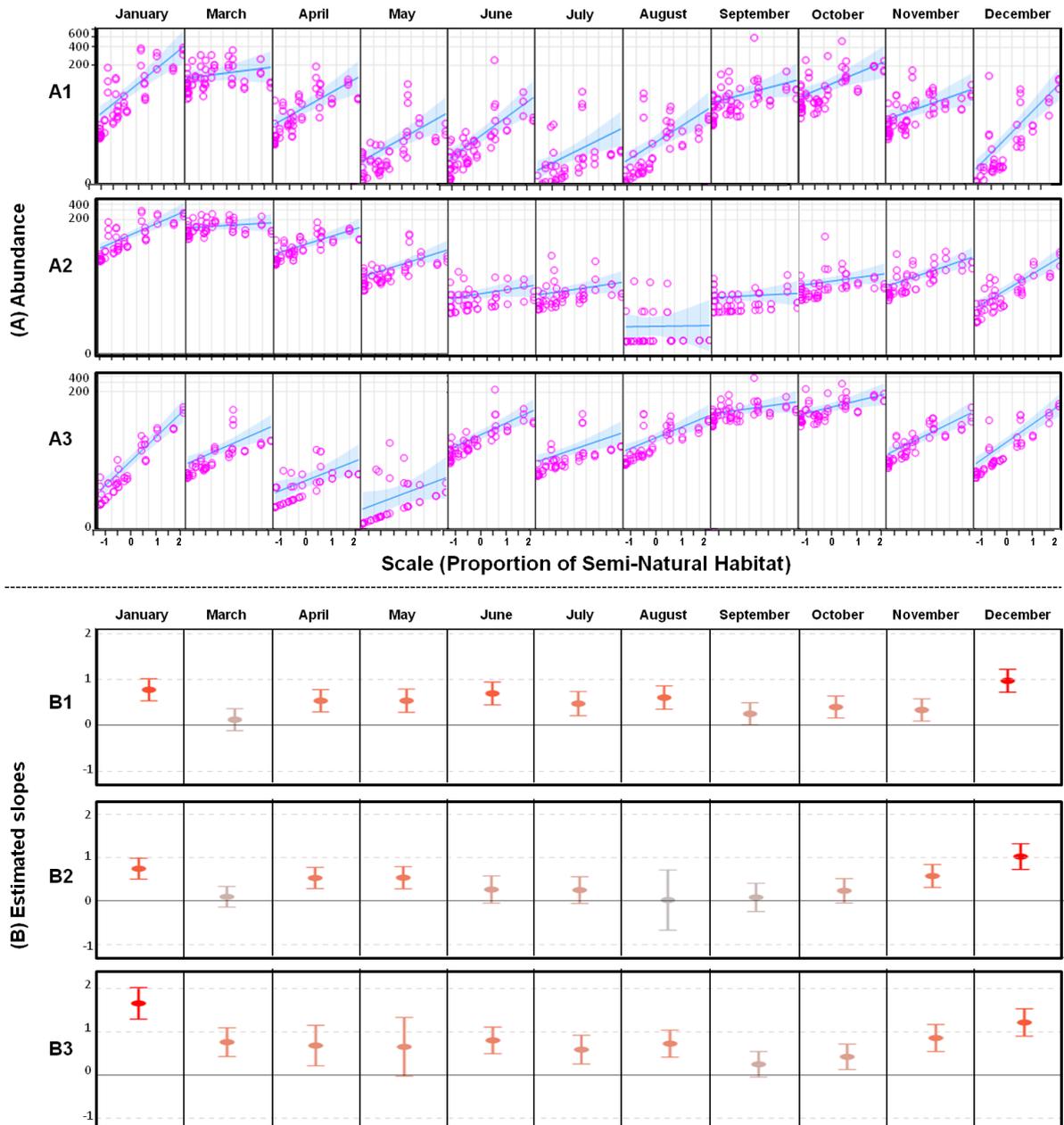


Fig. 1. Graphical representations obtained from Generalized Linear Mixed effects Models (GLMMs) calculated to test the effect of landscape complexity (measured as a proportion of semi-natural habitat (SNH), scale variable) and trapping session on the total abundance of: 1: *Drosophilidae*; 2: *Drosophila subobscura*; 3: *Drosophila sukukii*. The top graphs (A) represent the predictor effects corresponding to the response of each of the abundances (1, 2 or 3) to SNH for each of the 11 months of surveys. For each month, the x-axes corresponds to the SNH scale values; for graphical clarity, the values have only been shown on the graph line (A3) and only 1 out of 2 months. The y-axes are logarithmic due to the Poisson error model used in the GLMMs; the values shown correspond to the values estimated by the models. In each graph, the magenta circles represent the partial residuals for each of the 20 plots and the blue line represents the fitted partial-regression line with its confidence interval in shaded area. Bottom graphs (B) represent the estimated slopes (with 95% confidence interval) relative to SNH of each of the abundances (1, 2 or 3) for each survey month. The y-axes value correspond to the estimated slope scale value for SNH; the redder the color, the higher the value. There is no value for the x-axes. SNH was scaled by subtracting the mean from each value and then dividing by the standard deviation.

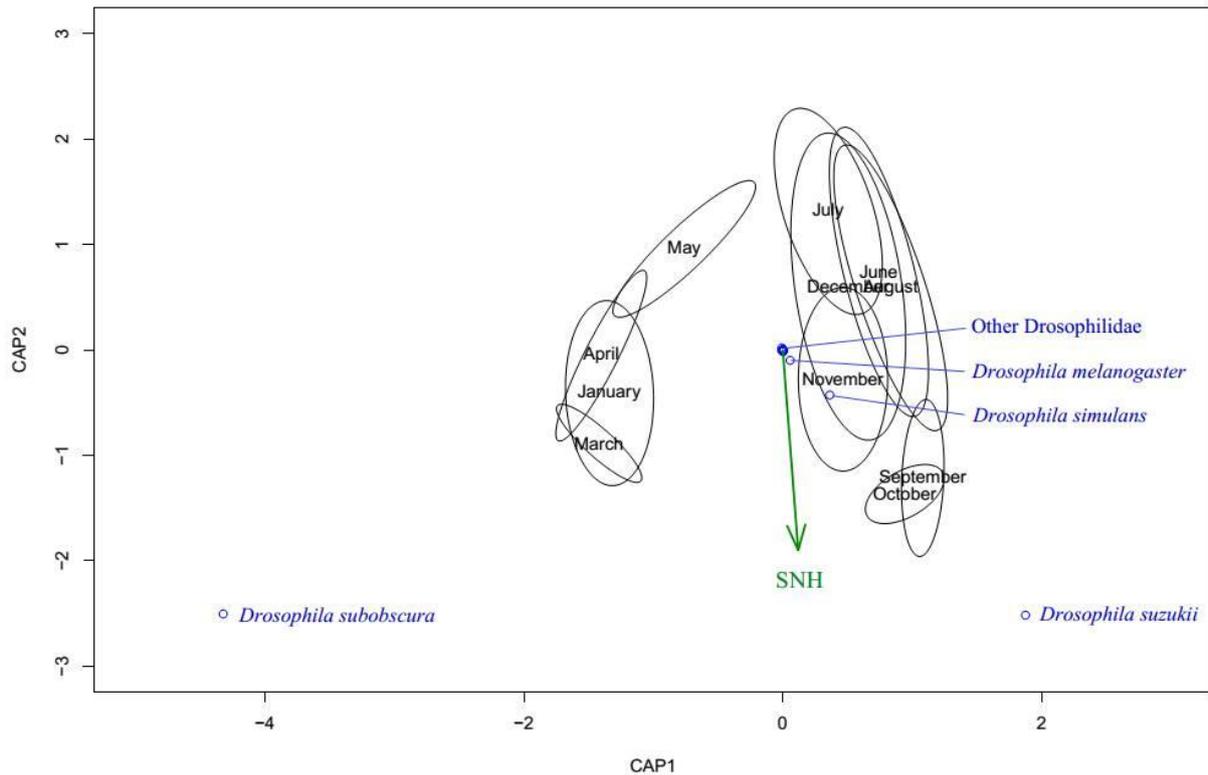


Fig. 2. Canonical ordination plot obtained by distance-based redundancy analysis (dbRDA) for the occurrence of the Drosophilidae community composition data for the 20 sites. Months correspond to sampling sessions and are marked by black characters at the respective centroids of all sites and with the 60% coverage ellipses. The green arrow indicates the significant interaction between the trap session and the proportion of semi-natural habitat (SNH) ($p < 0.001$). The blue open circles indicate the respective centroid of the main drosophilid species. The axes (canonical analysis of principal coordinates (CAP) 1 and CAP 2) represent a Euclidean space on which are positioned the values of coordinates obtained by analysis on each axis (centroids of all site scores for each factor in the month of sampling variable and for species; correlation scores for SNH). For ease of presentation, the SNH values have been multiplied by 5; it does not affect the analysis.

Table 1. Effect of the trap session, the proportion of semi-natural habitat (SNH) and their interaction on drosophilid species composition in our 20 vineyard plots. Relationships were tested with distanced-based Redundancy Analysis (db-RDA).

Predictors	F	p
TS	6.613	<0.001
SNH	3.818	<0.001
TS x SNH	1.581	<0.001

Explained variance: constrained= 30.22%; unconstrained= 69.78%

Discussion

Our study reveals that the composition of the Drosophilidae communities in wine-growing landscapes is strongly influenced by the proportion of semi-natural habitats in the landscape and the time of year. We found an overall positive effect of increasing proportion of semi-natural habitats in the landscape on overall abundance of Drosophilidae as for some individual species. Our data also show strong seasonal changes in community composition with a major niche temporal differentiation between the two dominant species, *D. subobscura* and *D. suzukii*. *D. subobscura* strongly dominates in the community at the beginning of the year while *D. suzukii* dominates the community later in the year.

Positive effect of semi-natural habitats on the Drosophilidae community

The positive effect of SNH in the landscape on fly abundance may be explained by the presence of alternative resources for the different species in these habitats. Habitats such as forests, grasslands or hedges support key resources for a wide range of arthropod species (Chaplin-Kramer et al., 2011; Rusch et al., 2010). Increasing the proportion of these habitats in the landscape increases the spillover of individuals from semi-natural habitats to crops through complementation and/or supplementation processes (Dunning et al., 1992). Although these have been described for different taxa, our study shows that Drosophilidae communities are shaped by spillover between semi-natural habitats and crops.

Semi-natural habitats are able to provide multiple resources to drosophilid species including alternative food and host plants, as well as shelters or overwintering areas harboring beneficial micro-climatic conditions for Drosophilidae communities. Concerning nutritive resources, the species we captured in our study are divided into three different diets (see Appendix A: Table 3): fungivorous (e.g. *D. kuntzei* or *D. testacea*), frugivorous (e.g. *D. suzukii*, *D. melanogaster* or *D. simulans*) or both (e.g. *D. subobscura*). Basidiomycetes found mainly in forests serve as a major nutritional basis for fungivorous drosophilids (Shorrocks and Charlesworth, 1980). Several Ascomycetes classically develop on leaves or bunches of grapes and this could explain supplementation processes and spillover of fungivorous species from semi-natural habitats to vineyards (Dubos, 1999). These fungi emit a characteristic mushroom odor (La Guerche et al., 2006) and can attract adults to such infected grapes.

Moreover, the presence of fruit resources in the landscape may drive the spillover of frugivorous drosophilids. For instance, semi-natural habitats provide different alternative fruit sources to *D. suzukii* (Cahenzli et al., 2018; Santoiemma et al., 2018; Tonina et al., 2018a). Several studies have shown that this polyphagous species feed on a large range of wild or cultivated host plants (Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015). In another complementary study conducted during the same period on the same survey plots, we confirmed the presence of *D. suzukii* on the fruits of plant species monitored in the vineyard margins, especially on blackberry which represents the most abundant wild resource (Delbac et al., 2020a). The presence of blackberry in the field margin, like other fruit host species, influenced the abundance of *D. suzukii* in the crop (Tonina et al., 2018a). The presence of these resources can promote a spillover effect.

Moreover, it is assumed that vineyards offer different microclimates than forests (Fort et al., 2016). Indeed, it has been shown that forests offer lower temperatures (Karlsson, 2000) and mitigate extreme climatic events (Potter et al., 2001). Such a refuge effect could explain why semi-natural habitats are a source of drosophilid flies in the landscape. For instance, we know that semi-natural habitats provide climatic conditions suitable for the development of *D. suzukii* (Cahenzli et al., 2018; Santoiemma et al., 2018), particularly during cold, hot or dry periods (Tonina et al., 2018a). It has also been shown that blackberry bushes maintain *D. suzukii* through microclimatic effects (Diepenbrock and Burrack, 2017). *Drosophila suzukii* is mostly found in SNH during winter in cold periods and then in crops with large amounts of forest edges during summer (Santoiemma et al., 2019b). The insect shows a much reduced activity during warm temperatures and low relative humidity in summer

(Tochen et al., 2016) which results in a high daily mobility of adults between crops and woodland habitats (Tait et al., 2020).

The impact of land-use on species diversity is known for many biological models (Katayama et al., 2019; Newbold et al., 2015). In the case of predominantly wine-growing landscapes, our results are similar to studies that show a positive effect of SNH on species diversity, such as plant (Nascimbene et al., 2016) or bird communities (Guyot et al., 2017) but not carabid communities (Rusch et al., 2016b). For Drosophilidae communities there are very few studies that have examined this effect and this has never been done for predominantly wine-growing landscapes outside our study.

Seasonal variation of the Drosophilidae community

Our study shows seasonal variation in the landscape effects on drosophilid species. The temporal dynamics found in our study are in line with the already known temporal dynamics of *D. subobscura*, *D. simulans* and *D. melanogaster* (Begon, 1978; Bombin and Reed, 2016). The temporal changes in the effect of the landscape on Drosophilidae communities may come from the fact that landscape composition is not constant in time (Kindlmann and Burel, 2008; Schellhorn et al., 2015). Indeed, the phenology of host plants can partly explain the structure of a community of species (Charlery de la Masselière et al., 2017).

Our db-RDA clearly showed a habitat and a temporal axis where the two dominant species, *D. subobscura* and *D. suzukii*, are located in opposite directions on the temporal axis. The concomitance between these two species could be explained by niche partitioning in time (Stuble et al., 2013). Although *D. subobscura* is recognized as fungivorous, it is also frugivorous (Appendix: Table S3). These two species can also be found on fallen or decaying fruits (Bal et al., 2017; Capy et al., 1987) and therefore sometimes compete on fruit. In addition, they are spatially segregated with *D. suzukii* in the canopy of trees (Tanabe, 2002) while *D. subobscura* will be found on the ground (Shorrocks, 1977).

Time segregation can be explained by food availability (Stuble et al., 2013):

i) The temporal dynamics of fungal resources could impact the fungivorous Drosophilidae community (Worthen and McGuire, 1990). Basidiomycota fungi are seasonal nutrient sources with a limited presence in time from summer to fall (Worthen and McGuire, 1990). In the absence of these resources, it can be assumed that the fungivorous species disperse and their low abundance in vineyards might be explained by dispersal to search for food. In our study, we observe *D. subobscura* in post-harvest when only crop residues remain, after its nutrient activity on mushrooms in the forest from June to September (Shorrocks and Charlesworth, 1980).

ii) The temporal availability of fruits impacts the population dynamics of frugivorous drosophilids. In the case of *D. suzukii*, this species is observed from early summer to autumn, i.e. from the beginning of grape berry formation in the vineyard plot (Ioriatti et al., 2015). This early presence is explained by the different responses to plant odor of this insect (Pham and Ray, 2015), sensitive to various odors such as Beta-cyclocitral, released at the beginning of berry formation in summer.

Close to grape harvest time, in autumn, the quantity of host plants in SNH is very limited, e.g. blackberry fruits become rare (Briem et al., 2018), and grapes are the only abundant host plant for females (Delbac et al., 2020a). After the harvest period, the abundance of *D. suzukii* is decreasing. This change can be attributed to the movement of this species from the cultivated plot to a physical site more suitable for wintering (Kaçar et al., 2016). These overwintering sites are located in the litter of forest leaves (Zerulla et al., 2015), a place where climatic conditions are favorable to this insect (Rossi-Stacconi et al., 2016).

Our work shows that Drosophilidae communities in vineyards are strongly shaped by landscape composition and temporal succession of the resource. Our results therefore suggest that a higher proportion of semi-natural habitats around wine-growing areas, providing more resources in the

landscapes, is a key driver of community composition mediated by spillover effects between habitats and vineyards. Moreover, our results suggest that invasive drosophilid species, such as *D. suzukii*, could be favored by landscape complexity.

Acknowledgments

We are thankful to the winegrowers for authorizing us to access to their fields and for their interest in the project. This research was performed within the cluster of excellence COTE and was partly funded by the InvaProtect project [European Union's INTERREG V Upper Rhine program 2016-2018] and Dr Etienne Herrbach (INRAE, Université de Strasbourg, UMR 1131 SVQV, Colmar, France) as local coordinator.

This manuscript benefited from scientific input by Dr Olivier Chabrierie (Université de Picardie Jules Verne, UMR 7058 EDYSAN, Amiens, France), Dr Simon Fellous (INRAE, UMR 1062 CBGP, Montpellier, France) and Dr Hervé Jactel (INRAE, UMR 1202 BIOGECO, Cestas, France).

Appendix A. Supplementary data

Fig. 1. Proportion of each drosophilid species in attractive traps over the study period.

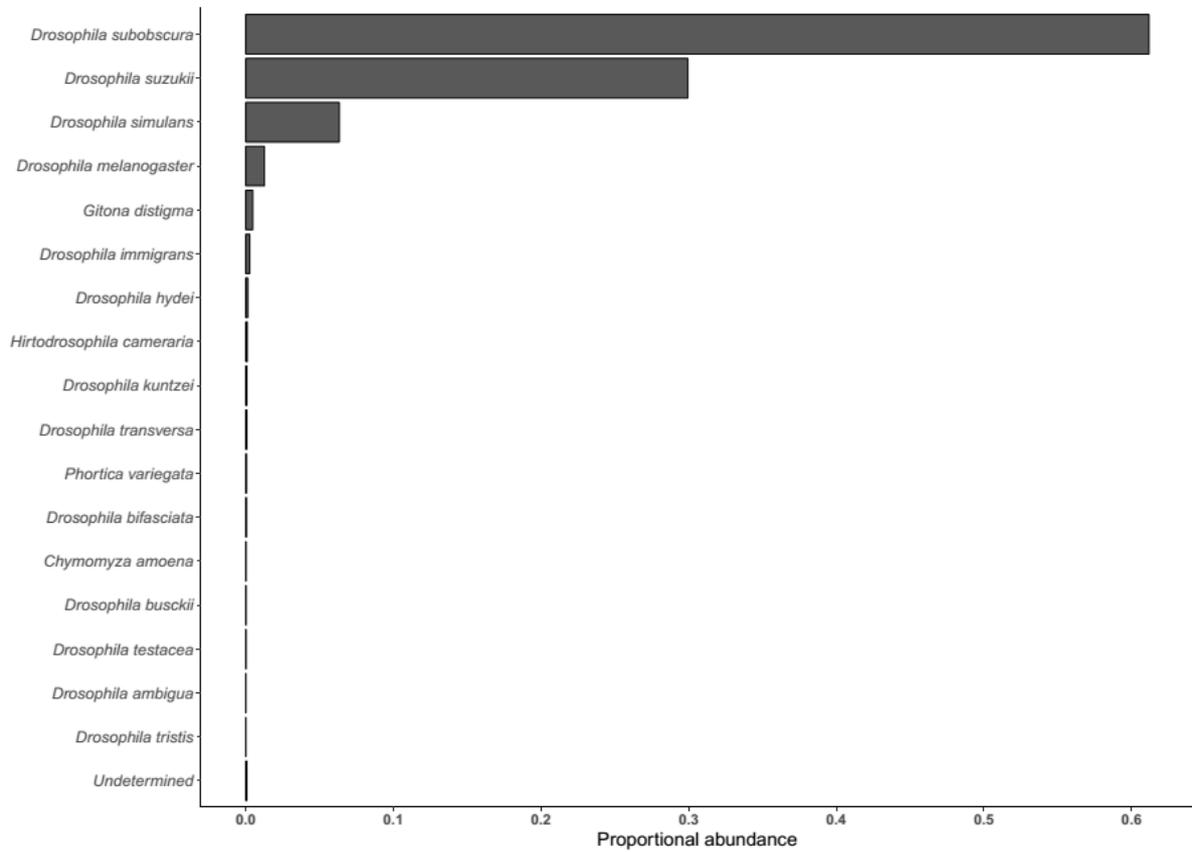


Fig. 2. Boxplots of the number of individuals per site of the two dominant species, *Drosophila suzukii* (black) and *Drosophila subobscura* (grey), and other Drosophilidae (white) trapped per month over the study period. February data are not represented because of a high number of missing values.

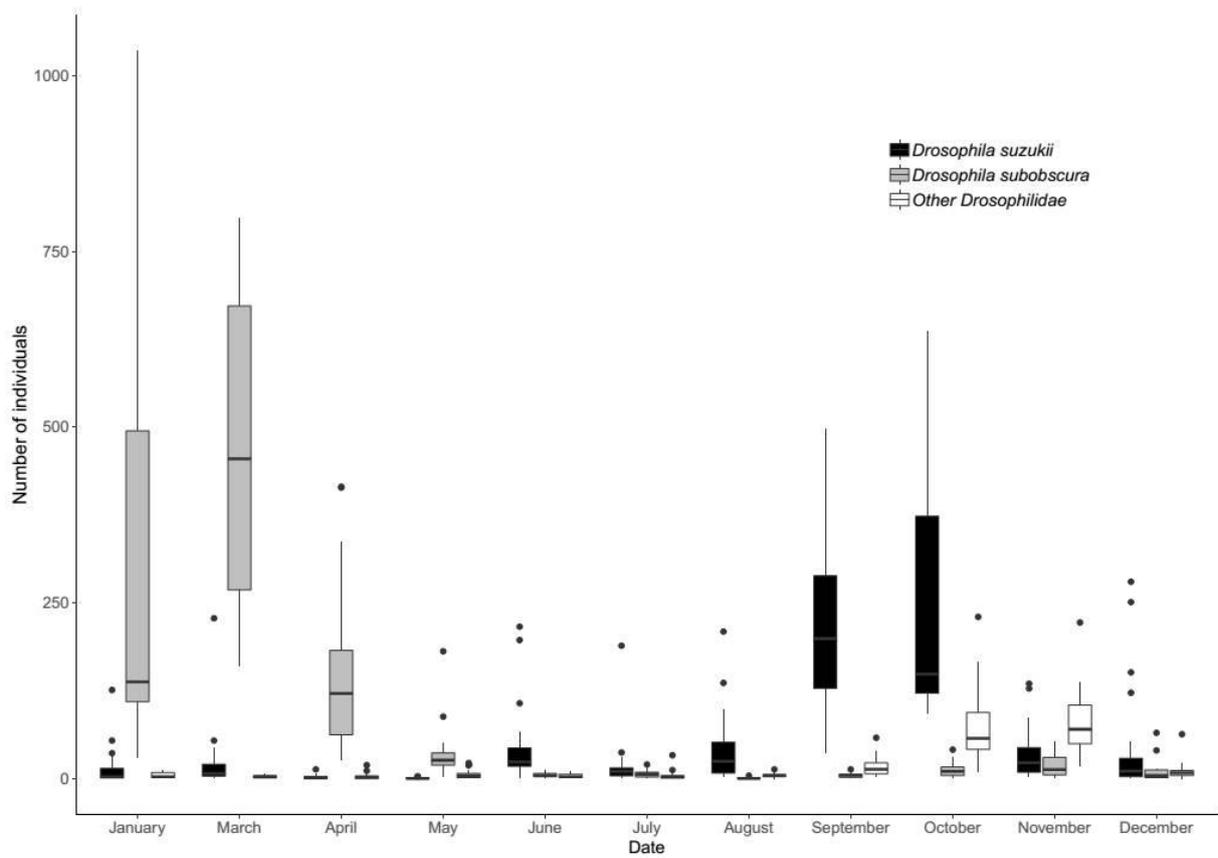


Table 1. Presence of each drosophilid species per season as sampled in traps over the study period in 2017.

Species	Winter	Spring	Summer	Autumn
<i>Drosophila subobscura</i> *	Red	Orange	Yellow	Yellow
<i>Drosophila hydei</i>	Red	Yellow	Orange	Yellow
<i>Drosophila transversa</i>	Red	Yellow	Red	Red
<i>Drosophila immigrans</i> *	Yellow	Red	Orange	Yellow
<i>Phortica variegata</i>	Orange	Red	Orange	Red
<i>Drosophila bifasciata</i>		Red		Orange
<i>Drosophila busckii</i>		Red		Red
<i>Gitona distigma</i>		Yellow	Red	Yellow
<i>Hirtodrosophila cameraria</i>	Yellow	Orange	Red	Orange
<i>Chymomyza amoena</i>		Orange	Red	Orange
<i>Drosophila ambigua</i>			Red	Red
<i>Drosophila testacea</i>				Red
<i>Drosophila suzukii</i> *	Yellow	Orange	Yellow	Orange
<i>Drosophila simulans</i>		Yellow	Orange	Red
<i>Drosophila melanogaster</i> *	Orange	Yellow	Orange	Red
<i>Drosophila kuntzei</i>		Orange	Orange	Yellow
<i>Drosophila tristis</i>				Red

*: species presents all around the year; The colors correspond to the frequency of a given species in relation to the total capture, with: white = 0%, 0%< yellow <5%, 5%< orange <10%, red > 10%

Table 2. Interaction values generated by the Generalized Linear Mixed effects Models (GLMMs) relating landscape complexity (measured as proportion of semi-natural habitat (SNH), scaled variable), trap session and their interaction, and random terms to: (A) Abundance of Drosophilidae; (B) Abundance of *Drosophila subobscura*; (C) Abundance of *Drosophila sukuzii*. SNH was scaled by subtracting the mean from each value and then dividing by the standard deviation.

GLMM with Poisson error distribution						
(A) Abundance of Drosophilidae						
Fixed and random terms	Estimate	SE	z value	p (> z)	SD terms	random
Intercept	4.144	0.123	33.602	< 0.001		
Scale (SNH)	0.777	0.123	6.315	< 0.001		
March trapping	0.779	0.122	6.388	< 0.001		
April trapping	-0.591	0.125	-4.748	< 0.001		
May trapping	-1.994	0.132	-15.072	< 0.001		
June trapping	-1.738	0.129	-13.470	< 0.001		
July trapping	-2.406	0.135	-17.838	< 0.001		
August trapping	-1.949	0.131	-14.872	< 0.001		
September trapping	-0.019	0.123	-0.156	0.876		
October trapping	0.352	0.122	2.874	0.004		
November trapping	-0.553	0.124	-4.471	< 0.001		
December trapping	-1.869	0.131	-14.240	< 0.001		
Scale (SNH) x March trapping	-0.652	0.122	-5.360	< 0.001		
Scale (SNH) x April trapping	-0.240	0.124	-1.935	0.053		
Scale (SNH) x May trapping	-0.237	0.129	-1.836	0.066		
Scale (SNH) x June trapping	-0.081	0.127	-0.631	0.528		
Scale (SNH) x July trapping	-0.302	0.134	-2.255	0.024		
Scale (SNH) x August trapping	-0.170	0.129	-1.312	0.189		
Scale (SNH) x September trapping	-0.524	0.122	-4.285	< 0.001		
Scale (SNH) x October trapping	-0.376	0.122	-3.093	0.002		
Scale (SNH) x November trapping	-0.440	0.123	-3.582	< 0.001		
Scale (SNH) x December trapping	0.197	0.127	1.550	0.121		
Observation level					0.655	
Trap x Site					0.000	
Site					0.391	

GLMM with Poisson error distribution						
(B) Abundance of <i>Drosophila subobscura</i>						
Fixed and random terms	Estimate	SE	z value	p (> z)	SD terms	random
Intercept	4.101	0.123	33.432	< 0.001		
Scale (SNH)	0.746	0.122	6.096	< 0.001		
March trapping	0.777	0.119	6.507	< 0.001		
April trapping	-0.577	0.122	-4.730	< 0.001		
May trapping	-2.121	0.132	-16.087	< 0.001		
June trapping	-3.859	0.162	-23.784	< 0.001		
July trapping	-3.623	0.155	-23.357	< 0.001		
August trapping	-6.009	0.318	-18.929	< 0.001		
September trapping	-3.968	0.165	-24.029	< 0.001		
October trapping	-2.994	0.141	-21.273	< 0.001		
November trapping	-2.676	0.137	-19.516	< 0.001		
December trapping	-3.749	0.168	-22.378	< 0.001		
Scale (SNH) x March trapping	-0.647	0.119	-5.434	< 0.001		
Scale (SNH) x April trapping	-0.214	0.121	-1.765	0.078		
Scale (SNH) x May trapping	-0.207	0.128	-1.615	0.106		
Scale (SNH) x June trapping	-0.480	0.158	-3.034	0.002		
Scale (SNH) x July trapping	-0.493	0.155	-3.174	0.002		
Scale (SNH) x August trapping	-0.723	0.353	-2.047	0.041		
Scale (SNH) x September trapping	-0.662	0.165	-4.019	< 0.001		
Scale (SNH) x October trapping	-0.509	0.141	-3.606	< 0.001		
Scale (SNH) x November trapping	-0.168	0.132	-1.271	0.204		
Scale (SNH) x December trapping	0.279	0.148	1.880	0.060		
Observation level					0.640	
Trap x Site					0.000	
Site					0.394	

GLMM with Poisson error distribution						
(C) Abundance of <i>Drosophila suzukii</i>						
Fixed and random terms	Estimate	SE	z value	p (> z)	SD terms	random
Intercept	0.060	0.215	0.279	0.780		
Scale (SNH)	1.658	0.186	8.916	< 0.001		
March trapping	1.017	0.224	4.533	< 0.001		
April trapping	-1.089	0.292	-3.736	< 0.001		
May trapping	-2.259	0.409	-5.521	< 0.001		
June trapping	2.063	0.215	9.610	< 0.001		
July trapping	0.980	0.224	4.382	< 0.001		
August trapping	1.863	0.216	8.625	< 0.001		
September trapping	3.963	0.210	18.913	< 0.001		
October trapping	4.090	0.2010	19.527	< 0.001		
November trapping	1.781	0.217	8.221	< 0.001		
December trapping	1.430	0.222	6.449	< 0.001		
Scale (SNH) x March trapping	-0.900	0.195	-4.606	< 0.001		
Scale (SNH) x April trapping	-0.976	0.257	-3.796	< 0.001		
Scale (SNH) x May trapping	-1.006	0.359	-2.801	0.005		
Scale (SNH) x June trapping	-0.857	0.184	-4.646	< 0.001		
Scale (SNH) x July trapping	-1.071	0.195	-5.489	< 0.001		
Scale (SNH) x August trapping	-0.933	0.186	-5.006	< 0.001		
Scale (SNH) x September trapping	-1.411	0.180	-7.838	< 0.001		
Scale (SNH) x October trapping	-1.236	0.180	-6.882	0.018		
Scale (SNH) x November trapping	-0.801	0.186	-4.303	0.266		
Scale (SNH) x December trapping	-0.443	0.188	-2.356	0.063		
Observation level					0.771	
Trap x Site					0.000	
Site					0.499	

Fig. 3. Estimated slopes (with Confidence Interval at 95%) of the proportion of semi-natural habitats (SNH) for each survey month on rarefied species richness. The y-axis value corresponds to the estimated slope scale value for SNH; the reddest colors represent higher estimated values of the slopes, and the bluest colors the highest negative ones. SNH was scaled by subtracting the mean from each value and then dividing by the standard deviation.

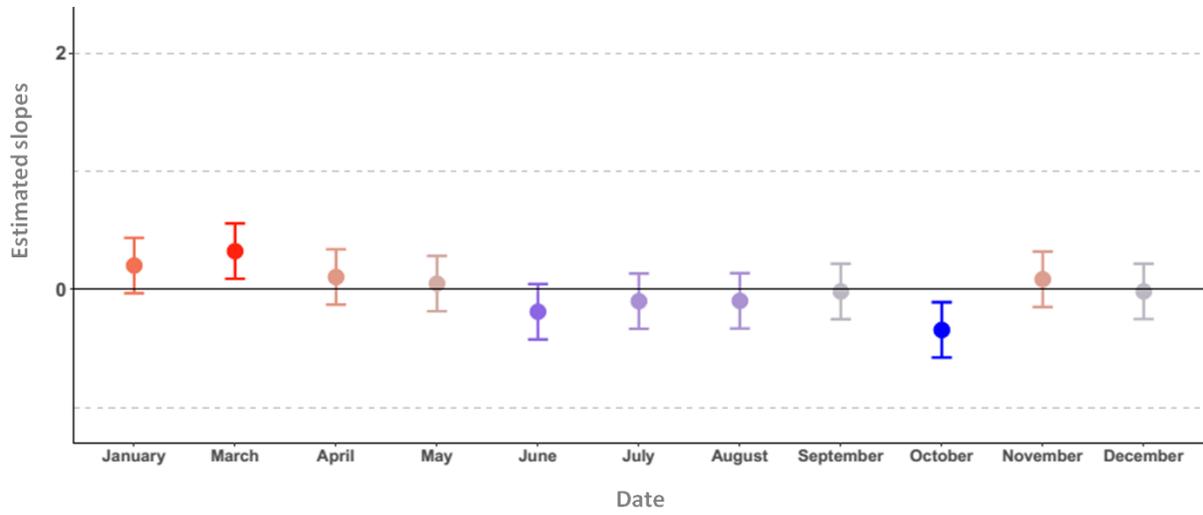


Table 3. Eating behaviors of the Drosophilidae species trapped in 2017.

Species	Eating behaviors				
	DE	FR	FU	PR	SA
<i>Chymomyza amoena</i>	(3)	(9, 10)	-	-	-
<i>Drosophila ambigua</i>	-	(7)	-	-	(7)
<i>Drosophila bifasciata</i>	NA	NA	NA	NA	NA
<i>Drosophila busckii</i>	(3, 7)	(2, 8, 10)	-	-	-
<i>Drosophila hydei</i>	-	(2, 3, 7)	-	-	-
<i>Drosophila immigrans</i>	(3)	(2, 3, 7, 9, 10)	-	-	-
<i>Drosophila kuntzei</i>	-	(10)	(3, 7, 8, 10)	-	-
<i>Drosophila melanogaster</i>	-	(2, 3, 4, 5, 7, 9, 10)	-	-	-
<i>Drosophila simulans</i>	-	(2, 3, 4, 5, 7, 10)	-	-	-
<i>Drosophila subobscura</i>	-	(2, 3, 4, 7)	(7, 8)	-	-
<i>Drosophila suzukii</i>	-	(1, 5, 10)	-	-	-
<i>Drosophila testacea</i>	-	-	(3, 7, 8, 10)	-	-
<i>Drosophila transversa</i>	-	-	(3, 7, 8, 10)	-	-
<i>Drosophila tristis</i>	-	(7, 10)	-	-	(7)
<i>Gitona distigma</i>	-	-	-	(10)	-
<i>Hirtodrosophila cameraria</i>	-	-	(3, 7, 8, 10)	-	-
<i>Phortica variegata</i>	-	(6)	-	-	(6)

BA: bacterivore; DE: detritivore; FR: frugivore; FU: fungivore; PR: predator; SA: feeding on sap runs; NA: missing information

(1): Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D.-S., Chu, D., Daane, K. M., Gibert, P., Gutierrez, A. P., Hoelmer, K. A., Hutchison, W. D., Isaacs, R., Jiang, Z.-L., Kárpáti, Z., Kimura, M. T., Pascual, M., Philips, C. R., Plantamp, C., Ponti, L., Véték, G., ... Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88(3), 469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>.

(2): Atkinson, W. D., & Shorrocks, B. (1977). Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. *Oecologia*, 29(3), 223–232.

(3): Baechli, G., Vilela, C. R., Andersson, S., & Saura, A. (2004). The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark (Vol. 39). Brill.

(4): Capy, P., David, J., Carton, Y., Pla, E., & Stockel, J. (1987). Grape breeding *Drosophila* communities in Southern France - short-range variation in ecological and genetic-structure of natural-populations. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis*, 8(3), 435–440.

(5): Delbac, L., Rusch, A., & Thiéry, D. (2020). Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomologia Generalis*. <https://doi.org/10.1127/entomologia/2020/0858>.

(6): Palfreyman, J., Graham-Brown, J., Caminade, C., Gilmore, P., Otranto, D., & Williams, D. J. L. (2018). Predicting the distribution of *Phortica variegata* and potential for *Thelazia callipaeda* transmission in Europe and the United Kingdom. *Parasites & Vectors*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2842-4>.

(7): Shorrocks, B. (1977). An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia*, 26(4), 335–345.

(8): Shorrocks, B., & Charlesworth, P. (1980). The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. *Ecological Entomology*, 5(1), 61–78.

(9): Sturtevant, H. (1921). The North American species of *Drosophila* (Vol. 301). Carnegie Institution of Washington.

(10): Withers, P., & Allemand, R. (2012). Les Drosophiles de la région Rhône-Alpes (Diptera, Drosophilidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 117(4), 473–482.

CHAPITRE 2

Succession des différentes plantes hôtes à *Drosophila suzukii* dans les paysages viticoles du bordelais

II 1. Description de l'étude

L'objectif de cette étude était d'analyser la présence de différents fruits de plantes hôtes pour le cycle biologique de *Drosophila suzukii* et la dynamique d'émergence des adultes sur ceux-ci. De mi 2016 à fin 2017, nous avons évalué la phénologie de *D. suzukii* dans les habitats autour d'un réseau de parcelles de vigne tout au long de l'année sur les fruits d'espèces végétales se succédant dans le temps, et nous avons estimé le potentiel de chaque espèce comme hôte potentiel. Les pontes de l'insecte et la dynamique d'émergences ont permis d'évaluer le potentiel de différentes espèces végétales à être des sources d'origine des adultes dans le paysage viticole (Fig. 27).

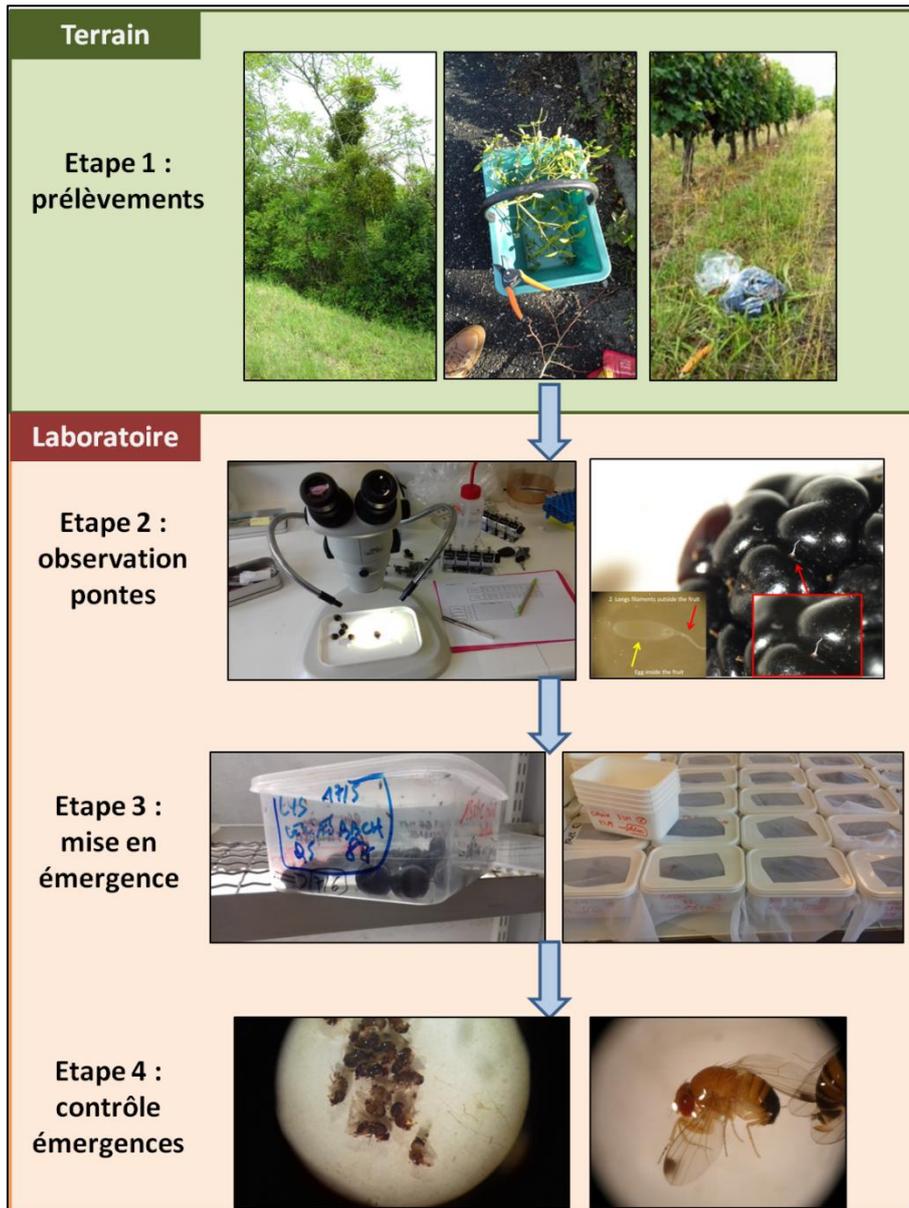


Figure 27 : Schéma du déroulement de l'étude en quatre étapes = Etape 1 : les prélèvements des fruits des différentes plantes hôtes potentielles à *Drosophila suzukii* présentes dans et autour des parcelles de vigne ont été réalisés tout au long des deux années. Les étapes suivantes se sont déroulées au laboratoire ; Etape 2 : la présence de pontes a été contrôlée sous loupe binoculaire sur des lots de 30 fruits (ici, présence de pontes de *D. suzukii* sur fruit de mûre sauvage) ; Etape 3 : les fruits ont été placés en boîtes avec couvercle avec tulle et mis en conditions contrôlées jusqu'à 21 jours (22°C, 70% d'hygrométrie et lumière 16 h/jour) ; Etape 4 : les émergences des adultes de l'insecte ont été vérifiées dans les boîtes et les individus identifiés à l'espèce (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

II 2. Participation de Lionel Delbac

Conception de l'expérimentation : 33% (+ D. Thiéry et A. Rusch)

Réalisation des relevés : 95% (+ D. Binet)

Mise en émergence, suivi, identification : 95% (+ D. Binet)

Analyse et traitement des données : 100%

Rédaction de la publication : 75% (+ D. Thiéry, A. Rusch et conseils des 3 membres du CST)

Soumission de la publication : 80% (+ D. Thiéry, A. Rusch) ; corresponding author = Lionel Delbac

II 3. Historique de l'article publié dans "*Entomologia Generalis*"

Ce travail a fait l'objet d'une publication d'article dans un excellent périodique scientifique d'Entomologie (*Entomologia Generalis*, Journal Impact Factor 2019 = 4,333 ; classement = 4^e/101 journaux en Entomologie). Le premier jet de l'article a été rédigé en mars 2018 puis la 2^e version a été présentée devant le 2^e Comité de suivi de thèse du 21 septembre 2018 qui a apporté des modifications de fond. Plusieurs versions ont été réalisées (12 versions) jusqu'à l'acceptation de l'article par un périodique. Au total, il aura été soumis à 3 périodiques scientifiques différents avant la décision finale. Au bout de près de 2 ans, la chronologie est la suivante :

5/3/2018 : 1^{ère} version de l'article

14/2/2019 : soumission à "*Journal of Pest Science*" (ref. PEST-D-19-00085)

20/3/2019 : rejet durant la phase d'évaluation préliminaire par l'Editeur (travail original mais n'apportant pas une contribution exceptionnelle en tant que nouvelles connaissances)

27/3/2019 : soumission à "*Ecological Entomology*" (ref. 19-0102-EEN)

29/3/2019 : rejet durant la phase d'évaluation préliminaire par l'Editeur (travail trop descriptif pour le journal)

3/4/2019 : soumission à "*Entomologia Generalis*" (ref. MS#858)

4/7/2019 : rejet par l'Editeur associé après la phase de Review (travail pas assez original ou original selon les reviewers... mais l'échantillonnage de certaines espèces pose problème pour tous)

26/8/2019 : resoumission à "*Entomologia Generalis*" après avoir pris en compte les commentaires des reviewers et répondu par écrit aux différents points soulevés et suggestion de resoumission par l'Editeur en chef.

8/1/2020 : retour de l'Editeur avec "Major Revisions" pour l'article.

19/2/2020 : soumission de la version révisée R1 de l'article à "*Entomologia Generalis*".

28/2/2020 : retour de l'Editeur avec "Minor Revisions" pour l'article.

6/3/2020 : acceptation de l'article par "*Entomologia Generalis*".

20/5/2020 : publication en ligne sur le site de la revue :

https://www.schweizerbart.de/papers/entomologia/detail/prepub/93745/Temporal_dynamics_of_Drosophila_suzukii_in_vineyard_landscapes

DELBAC L., RUSCH A., THIERY D., 2020. Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. Entomol. Gen. 40, 285-295. (Cf Annexe 3)

II 4. Résumé de l'article

Sur le réseau de vingt parcelles mis en place dans le vignoble de Bordeaux, la ponte et l'émergence de *Drosophila suzukii* a été évaluée sur neuf espèces végétales sauvages et cultivées présentes et échantillonnées dans l'environnement paysager. Durant deux années, la dynamique temporelle de la présence de l'insecte a été observée sur cinq espèces de fruits de différentes phénologies (le gui, la cerise, le sureau noir, la mûre sauvage et le raisin de cépage Merlot). Les infestations dépendaient de la saison et de la proportion d'autres espèces de plantes hôtes à l'insecte présentes dans le pourtour des parcelles de vigne. La dynamique des populations a pu être estimée parmi les différents hôtes et générations du ravageur. Un schéma de succession temporelle des espèces de plantes hôtes pour *D. suzukii* a été défini pour l'agrosystème que représente le vignoble de Bordeaux.

Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes

Lionel Delbac*, Adrien Rusch, Denis Thiéry

INRAE (French National Institute for Agricultural, Food and the Environment), UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, CS 20032, 33882 Villenave d'Ornon Cedex, France

*Corresponding author: Lionel Delbac, Tel.: +33557122627, E-mail: lionel.delbac@inrae.fr

Abstract:

Drosophila suzukii is an invasive pest which became a serious threat to stone and berry fruit production in Europe. Knowledge about the host range of this pest and the effect of the succession of available hosts over time is however lacking in vineyard landscapes. Our study aimed to evaluate the host range of *D. suzukii* throughout the year in a vineyard-dominated area. We assessed egg deposition and emergence on nine wild and cultivated plant species sampled in twenty vineyard landscapes during two years. The temporal dynamics of *D. suzukii* presence was observed on five fruit species (*Viscum album* L., *Prunus avium* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus fruticosus* L. aggr. and *Vitis vinifera* L. cv. Merlot) with different phenologies. Infestations on host plants depended on the season and the proportion of other fruits species in the landscape around the vineyard plots. The data collected enabled us to provide estimates of the population dynamics among different hosts and generations of the pest and to propose a pattern of temporal succession of host plant species adapted to our regional and agroecological context.

Key words:

Spotted Wing Drosophila, Drosophilidae, Grapevine, Population dynamics, Host range

Introduction

Biological invasions currently cause major ecological and economical impacts at the global scale (Arim et al., 2006; Ziska et al., 2011) and are particularly threatening the agricultural production sector (Biondi et al., 2018; Drechsler et al., 2016; Lurgi et al., 2016; Seebens et al., 2017). One of the major challenges in the management of invasive species is to understand the spatiotemporal dynamics of the colonization to be able to predict potential future area of establishment and to provide operational guidelines for the management of invasive species.

Since 2008 in Europe, the Spotted Wing Drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), has invaded most western countries, originating from South-East Asia, and now threatening the production of several crops (Asplen et al., 2015). This species is a highly polyphagous pest attacking healthy fruit before ripening, unlike other drosophila which exploit ripe or post ripening fruits (Rota-Stabelli et al., 2013). Apart from other fruit flies, the female is able to pierce the hard skin of soft and stone fruit thanks to its ovipositor making fruits unmarketable (Hamby et al., 2016). The recent invasion of *D. suzukii* resulted in yield losses that can reach 80% of the production for stone fruits and red berries (Baker et al., 2010; Lee et al., 2011a). On grape, *D. suzukii* affects the harvest in quantity and quality since 2011 in several European vineyards (Delbac et al., 2014, 2017; Kehrlí et al., 2014; Linder et al., 2015b; Marchand, 2015; Marchesini et al., 2014; Mori et al., 2014).

The direct harmfulness of this insect is linked to its unique ability within its taxonomic group to pierce the thick skin of the grape berry (Atallah et al., 2014). Moreover, field and lab experiments confirm the ability of *D. suzukii* to develop sour rot epidemics on its own or as a pioneering species to other *Drosophila* species associated with sour rot epidemics (Entling et al., 2019; Ioriatti et al., 2018; Rombaut et al., 2017). Sour rot impacts the chemical composition and quality of berries, must and wine (Barata et al., 2011b, 2011a, 2012c) going as far as the rejection by consumers of such wines (Campo et al., 2012). *Drosophila suzukii* can thus be considered as a serious pest to grapes, and rigorous sorting of the bunches are therefore necessary to eliminate those affected by the disease and avoid these qualitative alterations (Marchand, 2015) leading to increased production costs (Linder et al., 2015b).

The invasive and establishment success of *D. suzukii* is expected to be the result of new ecological active colonization, very high polyphagy and the absence of selective pressure on it (Gibert, 2012). Because, *D. suzukii* is a highly polyphagous species with a multitude of hosts in both cultivated and wild environments, it can therefore be assumed that this drosophilid has a capacity to exploit successive plant resources along the year, allowing continuous population growth in agricultural landscapes (Tait et al., 2020; Wang et al., 2016). In France, the role of host plants has recently been studied in northern part of the country (Poyet et al., 2015). In this lab study, the authors tested 67 fruit species, half of them allowing complete reproduction cycle of *D. suzukii*, and about a quarter of them a partial development. Two other studies, in different climatic regions, showed the important role of wild *Rubus*, *Prunus*, *Sambucus* and *Phytolacca* genera in the life cycle of *D. suzukii* (Kenis et al., 2016; Lee et al., 2015). Producing scientific knowledge about the role of both wild and cultivated species availability in space and time is crucial in order to understand population dynamics of this pest species and to be able to predict suppressive or enhancing context. Indeed, this insect has a seasonal activity timing where any delay in the phenology of the host plant could cause a discontinuity of the population's abundance along environmental gradients (Santoïemma et al., 2019a). To compensate failures in resources constancy for egg-laying, dispersion of reproducers is needed and the search for alternative host plants partially drives the dispersal phases of *D. suzukii* adults over short and long distances (Tait et al., 2018, 2020). The role of these wild plant species as a source of *D. suzukii* is probably crucial in real agricultural landscapes and has recently been studied (Briem et al., 2018; Wang et al., 2019; Weißinger et al., 2019). However, it remains poorly explored in oceanic region of Europe. Moreover, the roles of the spatial distribution as well as the phenology of different wild plant species that affect population dynamics of this pest in the landscape remains largely unknown in vineyard landscapes.

Vineyard dominated areas, like other areas dominated by perennial crops, are relatively more stable in time compared to annual landscapes. This relative temporal stability (Bruggisser et al., 2010) and the fact that vineyards are grown as monoculture (Shields et al., 2016; Svercel et al., 2009), suggest a major role played by wild plant species in the surrounding habitats (i.e., woodland, grasslands, hedges) for *D. suzukii*. The diversity of host plant species in the landscapes might be a key driver of population dynamics as suggested by studies on other insect species but remains largely unknown for *D. suzukii* (Letourneau et al., 2012; Ortega and Pascual, 2014; Rusch et al., 2013b; Thomson and Hoffmann, 2009).

In this study, we examined the phenology of *D. suzukii* in vineyard landscapes. We aimed to (i) analyze the phenology throughout the year on successive host plant species, (ii) provide data about

the host range of *D. suzukii* in the south western of France, and to (iii) estimate the potential of each plant species as a host.

Materials and Methods

Study sites and sampling design

Twenty vineyard plots were selected in the Saint-Emilion Appellation area, (South East of the Bordeaux vineyard, France; 44°53'39.7"N, 0°09'20.5"W). The climate of this region is oceanic with a mild temperature and several days of rain throughout the year (Fermaud et al., 2016). The study area covers an area of 12,000 ha in the Appellation area where vine cultivation is dominant in the landscape (Verpy et al., 2014). This landscape is fragmented by alternation of vineyard plots, residential areas but also a landscape habitat composed of fallows, natural meadows, hedges, groves and more or less cultivated forests. The plots were chosen to provide a variability of landscape situation and presence of host plant resources, hence allowing to determine the susceptibility of various cultivated and wild fruit species to the egg-laying and development of *D. suzukii* in natural conditions throughout the year. The selection was done in order to minimize intra-plot variability. We selected plots using the Merlot variety, dominant cultivar in the Bordeaux vineyard (Delbac et al., 2017), and under conventional production method. This wine-growing area is, like the rest of the Bordeaux vineyard, a mandatory zone for the control of Flavescence dorée (Chuche and Thiéry, 2014). Based on regulatory decisions (GDON du Libournais, 2020), this was reduced to one to two insecticides instead of classically three in June on the vine plots involved in our study plots. Those applications were followed in July and/or August by a treatment against *Lobesia botrana* (Denis & Schiffermüller).

The network of plots is located along a landscape complexity gradient composed of different plant cover like trees (*Quercus robur* L., *Pinus pinaster* Aiton, *Robinia pseudoacacia* L.), shrubs (*Prunus spinosa* L., *Sambucus nigra* L.) or bushes (*Rubus fruticosus* L. aggr., wild *Vitis* sp). We calculated landscape metrics using ArcGis software (Version 10.4, ESRI) in a 100 m radius around each sampled vineyard plot. The plots are spread over a maximum distance of 16.1 km and are 7 ± 3.5 km apart on average. We calculated the proportion of Semi-Natural Habitat (SNH) as the percentage of land consisting of woodland, grasslands, hedgerows, shrubs and bushes. SNH ranged from 0 to 31.7% in our experimental design. The borders of the plots consisted of roads, hedges, forests or vineyard plots. The grapevine ranged from 29.8 to 93.4% in our experimental design. This metric was correlated with other landscape metrics, as other studies have pointed out (Roschewitz et al., 2005; Woltz et al., 2012).

Drosophila suzukii population assessment

We collected the potential wild host plants of *D. suzukii* in the surrounding environment around each plot (in a 100 m radius) from July 2016 to December 2017. The minimum distance between the plot edges and the sampling area was 4.7 meters. To determine the host plants to be collected, we relied on the study carried out in northern France on potential host plants of *D. suzukii* (Poyet et al., 2015). We supplemented it with information from other studies in Europe and North America. Based on the presence of these host plants in our region (Tela Botanica, 2020), we built a list of potential wild host plant species that we searched and collected in the study area around the plots during the whole survey. We took different samples depending on the type of fruit produced by the plants: 30 fruits when plant species produced berries, drupes or rose hips, five when plant

species produced corymbs (*S. nigra*) and spadix (*Arum maculatum* L.) or ten when plant species produces bunches (*V. vinifera* cv Merlot). To assess the infestation on grapes, bunches were sampled randomly every two weeks, along a transect of thirty meters from the edge of the row towards the inside of the vineyard plot during ripening until harvest or maturity. In the lab, we assessed presence of eggs and adults on all samples. For eggs, the assessment was performed on 30 fruits by sample for all plant species (for this we sub-sampled 30 fruits from the corymbs, the spadix or the bunches) using dissecting microscope at 20 times magnification. We then checked the emergence of adults during 21 days, of each initial fruit batches collected in the field, maintained under laboratory conditions under an LD 16: 8 h photoperiod at 22°C and HR 70%. Adults were identified to the species criteria published for *D. suzukii* (Withers and Allemand, 2012) using dissecting microscope at 20 to 50 times magnification. Following the control of egg-laying infestations and the monitoring of adult emergence of *D. suzukii*, we determined the categories of fruit types according to their sensitivity to the insect: i) no egg-laying, (ii) oviposition but no development to adulthood, iii) egg-laying and complete development (Poyet et al., 2015). The data from batches of plant species whose too small sample size (i.e. < 5) were not included in this study.

Statistical analysis

In order to determine the host status of each plant species collected (non host, partial development, complete development), we calculated the rate of occurrence for both the number of eggs laid and the number of emerging adults. All data were collected at the same sampling scale, namely the fruit (berry, drupe, rose hip, corymb, spadix or bunch).

We then examined the temporal dynamics of *D. suzukii* through time considering emergence from the different plant species (only taking into account plant species that allow for the emergence of the insect). To assess the temporal dynamics of emergence from different host plants through time, we used a one-way analysis of variance using the host plant species as the explanatory variable and sampling date that resulted in adult emergence, as the response variable. Sampling date was expressed as Julian dates. A data transformation was performed to stabilize variance and make the data more normal distribution-like. For that we applied a Box-Cox transformation technique to data of the "Julian days" variable to determine the type of transformation required (Sakia, 1990). Average Julian date among host plant species were then compared using a Tukey test to classify temporal switch in host plant species based on adult emergence. The analysis was performed with the RStudio software (version 1.1).

Results

Throughout the experiment, 237 fruit samples were collected from 27 July 2016 to 12 December 2017, all belonging to nine plant species: seven wild/non cultivated species (*A. maculatum*, *P. spinosa*, *Rosa canina* L., *R. fruticosus* aggr., *S. nigra*, *Solanum nigrum* L., *Viscum album* L.), one cultivated species for production (*V. vinifera* cv Merlot) and one cultivated in allotment gardens or on the edge of plots (*Prunus avium*) (Tab. 1 & 2). The plant species corresponding to the three *D. suzukii* behavior and development traits were recorded as follow:

i) no egg-laying found: three plant species were classified in this category: *P. spinosa*, *R. canina* and *S. nigrum*;

(ii) oviposition detected but no adult development: only *A. maculatum* was classified in this category, with only one sample on which we observed the eggs.

iii) egg-laying and complete development: five plant species, i.e. *V. album*, *P. avium*, *S. nigra*, *R. fruticosus* aggr. and *V. vinifera* cv Merlot, were classified under this category. On average, we observed egg-laying in only 54.1% of the samples collected. The highest occurrences, around 75%, are observed for *P. avium*, *R. fruticosus* and *S. nigra*. The lowest, 10.9%, are rated for *V. vinifera* cv. Merlot. The occurrences are quite similar for emergence.

During the emergences, we obtained only adults from *D. suzukii* except for grape where other drosophilid species accounted for 6.1 and 62.4% of emergences, respectively in 2016 and 2017. Among other species, we observed four adults of *D. simulans* in 2016 that emerged almost a week after those of *D. suzukii*. In 2017, the 846 adults of *D. simulans* and the 328 adults of *D. melanogaster* emerged at the same time. The level of infestation of *D. suzukii* was much higher in 2017 with associated rot damage than in 2016 (1.2 vs 0.1 adult per bunch respectively). Although grape harvest was later in 2016 than in 2017 (October 6th vs September 26th respectively), the infestations were always observed no earlier than 3 weeks before these dates and mainly just before the harvest. Most of the grapes collected and monitored in the laboratory showed emergences after the harvest time. The individuals of *D. suzukii* and other species were therefore mainly present as larvae or pupae at harvest; and *D. suzukii* could therefore be found in the winepress at the winery, since the average temperature usually recorded during harvest allows a development in more than 2-3 weeks (Sánchez-Ramos et al. 2019).

Table 1: Occurrence of eggs laid and emerging adults of *D. suzukii* per plant species in field assessments conducted in Bordeaux vineyard, during 2016 and 2017, and experimental details.

Scientific name	Number of samples	% samples with eggs	% samples with adults	Date
No egg laid				
<i>Prunus spinosa</i> L.	2	0	0	20 Sep. 2016
	4	0	0	5 Jul. to 30 Aug. 2017
<i>Rosa canina</i> L.	7	0	0	29 Aug. to 16 Nov. 2016
	3	0	0	16 to 30 Aug. 2017
<i>Solanum nigrum</i> L.	4	0	0	21 Sep. to 14 Dec. 2016
	1	0	0	30 Aug. 2017
Eggs laid, no development				
<i>Arum maculatum</i> L.	4	0	0	3 Aug. to 20 Sep. 2016
	6	16.7	0	5 Jul. to 30 Aug. 2017
Development				
<i>Prunus avium</i> L.	7	85.7	85.7	10 May to 14 Jun. 2017
<i>Rubus fruticosus</i> L. aggr.	24	79.2	62.3	27 Jul. to 7 Dec. 2016
	37	86.5	73.0	5 Jul. to 15 Nov. 2017
<i>Sambucus nigra</i> L.	11	Na ^a	63.63	27 Jul. to 29 Aug. 2016
	9	77.8	77.8	5 Jul. to 16 Aug. 2017
<i>Viscum album</i> L.	2	0	0	7 to 14 Dec. 2016
	12	41.7	41.7	8 Feb. to 12 Dec. 2017
<i>Vitis vinifera</i> L. cv Merlot	54	Na ^a	27.8	9 Sep. to 6 Oct. 2016
	59	11.9	28.8	23 Aug. to 4 Oct. 2017

^a: Not acquired

In 2016, only 37 plant individuals were analyzed from three plant species (*S. nigra*, *R. fruticosus* aggr. and *V. vinifera* cv. Merlot) with seven, 15 and 15 individuals respectively. In 2017, 62 plant individuals were analyzed from five plant species (*P. avium*, *R. fruticosus* aggr., *S. nigra*, *V. album* and *V. vinifera* cv Merlot) with six, 27, seven, five and 17 individuals respectively. Because there was no statistical

difference in the interaction year x species ($F_{2, 82} = 0.31$; $P = 0.738$), all the data were pooled together to analysis concerning *R. fruticosus*, *S. nigra* and *V. vinifera*.

The analysis of variance gives us significant differences between temporality in the species ($F_{4, 94} = 111.19$; $P < 0.001$). Plant species were thus categorized into groups that are statistically different based on the probability of mean differences and the alpha level (0.05): *V. album*, *P. avium*, *S. nigra*, *R. fruticosus* aggr. and *V. vinifera* cv Merlot, ranked in chronological order of fructification respectively.

Discussion

Our study aimed to analyze the phenology of *D. suzukii* on successive resources throughout the year, to better characterize its host range in vineyard landscapes of the southwestern part of France. Our results demonstrate that several plant species, at least five, can serve as host plant and possibly population reservoirs in vineyard landscapes of western France. Our longitudinal analyses of plant phenology and imago emergence makes it possible to build a scenario of resource continuity over the life cycle of *D. suzukii* in these landscapes (Fig. 1). Throughout the year, *V. album* can be considered a favorable host in mid spring, followed by *P. avium* in late spring. Two species were identified as resource in early summer: *S. nigra* and *R. fruticosus* aggr.; the latter having the longest attractiveness until mid-fall. Finally, in late summer until early autumn, *V. vinifera* (Merlot variety) was the most colonized host.

This survey confirmed results from previous laboratory and field studies about the potential of several plant species to serve as a host for *D. suzukii* (Tab.2). We confirmed that four out of the seven plants species (i.e., *P. avium*, *R. fruticosus* aggr., *S. nigra* and *V. vinifera* cv Merlot) found in the largest field study conducted so far on *D. suzukii* host range (Kenis et al., 2016) were host plant allowing the complete cycle (strict definition of a host plant); i.e. development of eggs to adults. In our study, *V. album* was also identified as host plant for *D. suzukii* which confirmed (Briem et al., 2016), but was not the case in (Kenis et al., 2016). Several species such as *R. canina* were classified as a non-host species in our case (according to (Poyet et al., 2015)), were classified as a host species allowing full development of *D. suzukii* in another field study (Kenis et al., 2016). Differences in host susceptibility between field and laboratory experiments are common (Arno et al., 2016). In the specific case of *R. canina*, these authors clearly showed the difference in the classification for infestations of *D. suzukii* of the same fruit batch between *in natura* and laboratory. Differences between laboratory and in real field conditions were also noticed in several cases, e.g. *S. nigrum* (Arno et al., 2016; Kenis et al., 2016; Lee et al., 2015). Nevertheless, the level of infestations calculated under laboratory conditions (Arno et al., 2016; Briem et al., 2016; Lee et al., 2015; Poyet et al., 2015; Wang et al., 2019) should be viewed as the maximum development potential of *D. suzukii* for each resource plant.

Table 2: Classification of the different host plants tested according to their development capacity for *Drosophila suzukii*: comparison between the bibliographic data and those obtained during the experiment in the Bordeaux region between 2016 and 2017.

Scientific name	Lab infestations						Field infestations							
	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)	(a)	(b)	(c)	(d)	(f)	(g)	(h)	This study
<i>Prunus spinosa</i> L.					dvt							dvt		∅
<i>Rosa canina</i> L.	∅				∅		dvt					dvt		∅
<i>Solanum nigrum</i> L.	∅				dvt		dvt			∅		dvt		∅
<i>Arum maculatum</i> L.					dvt									w
<i>Prunus avium</i> L.				dvt	dvt	dvt				dvt	dvt	dvt		dvt
<i>Rubus fruticosus</i> L. aggr.					dvt					dvt		dvt		dvt
<i>Sambucus nigra</i> L.	dvt			dvt	dvt		dvt			dvt		dvt		dvt
<i>Viscum album</i> L.		dvt			dvt		dvt					∅		dvt
<i>Vitis vinifera</i> L.														
cv NA												dvt		
cv Cabernet Sauvignon							dvt							
cv Crimson Seedless							dvt							
cv Dornfelder			dvt						dvt					
cv Merlot														dvt
cv Pinot Noir													∅	
cv Thomson Seedless							dvt					∅		

∅: no eggs laid; w: eggs laid, no development; dvt: eggs and development to adults

(a): (Arno et al., 2016); (b): (Briem et al., 2016); (c): (Entling and Hoffmann, 2020); (d): (Lee et al., 2015); (e): (Poyet et al., 2015); (f): (Wang et al., 2019); (g): (Kenis et al., 2016); (h): (Weißinger et al., 2019)

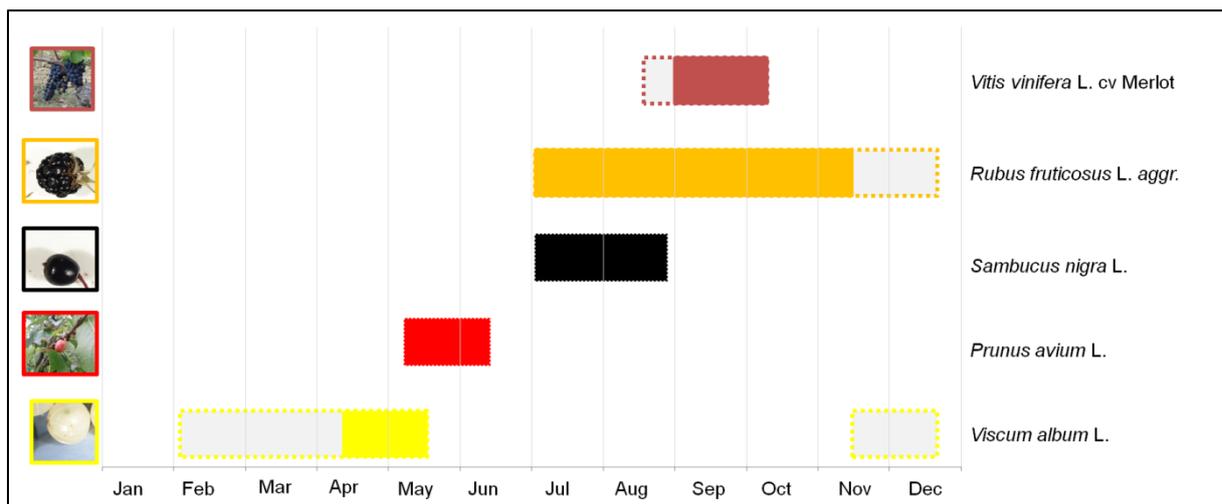


Figure 1: Pattern of the seasonal activity of *Drosophila suzukii* in the Bordeaux vineyard with the chronological susceptibility of the different host plants collected in 2016 and 2017 allowing the development. For each species, the sampling periods are represented by grey and dotted rectangles and emergences by rectangles with solid lines and color.

Several phenomena can explain the differences in host selection by females of *D. suzukii* found in different studies. If conditions are different, a plant species can be classified as host or non-host depending on the diversity of potential hosts in the landscape and the results strongly depend on local conditions (Ioriatti et al., 2015; Kenis et al., 2016; Kim et al., 2015; Lee et al., 2015), frequency of host plant distribution (Elsensohn and Loeb, 2018; Poyet et al., 2014), temporal availability of the host (Poyet et al., 2015), variability in the sample size (Kenis et al., 2016), fruit properties (Arno et al., 2016; Burrack et al., 2013; Entling et al., 2019; Kinjo et al., 2013; Lee et al., 2011b), as well as climatic conditions (Kenis et al., 2016). That is why the results we have obtained give important information adapted to our climatic and geographical conditions, which was carried out only in mountain conditions (Tonina et al., 2016).

These resources are important for the population dynamics of *D. suzukii*. In our monitoring, we noted that the insect life cycle was conditioned by several factors that may interact. We observed a synchronization of the insect in relation to the presence of fruit of its host plant, egg-laying being carried out during the process of maturation. However, egg-laying and development of *D. suzukii* can also be observed on overripe fruits or fruit composts (Bal et al., 2017). The phenological stage of the host is among the most relevant host trait for the development of phytophagous species (van Asch and Visser, 2007; Kennedy and Storer, 2000; Straw, 1991). Indeed, *D. suzukii* is a frugivorous species that attacks in general fresh and healthy, maturing fruits (Keeseey et al., 2015; Lee et al., 2011b; Poyet et al., 2014; Rota-Stabelli et al., 2013). Beyond this stage, other fruit fly species can develop (Poyet et al., 2015) and *D. suzukii* is replaced by more competitive species (Iacovone et al., 2015). This is particularly the case on grape (Delbac et al., 2014, 2017).

We can assume that the distribution of host plant species in vineyard landscapes (i.e., blackberry represents 95% of wild resources as in other wine-growing landscapes in Europe (Weißinger et al., 2019)) must have influenced the number of eggs laid by *D. suzukii* either through concentration - dilution processes or simply due to modified probability of host location depending on host plant frequency. Concentration of host plants is known to lead to concentration of phytophagous insects that feed on them (Root, 1973; Sholes, 2008), especially through increased distance of attraction due to resource concentration and mediated by visual or olfactory stimuli (Stanton, 1983). *Drosophila suzukii*, such as most fruit flies, can adapt its foraging behavior to actively move towards nutritive resources (Becher et al., 2012; Bell, 1990; Legal et al., 1992; Thiéry et al., 2013). Among the different host plant species, blackberry is one of the most interesting host plant for *D. suzukii* as it has one of the best host potentials during a long time period (Bellamy et al., 2013), it creates a very suitable environment for *D. suzukii* development (Diepenbrock and Burrack, 2017) that reduced the development time period (Poyet et al., 2015). This reduced development time is a major driver of insect fitness since it limits time of exposure to natural enemies (Benrey and Denno, 1997; Häggström and Larsson, 1995). Considering the fitness gain provided by grape, the attraction to this resource may appear surprising as compared to the host range quoted above (Bellamy et al., 2013). Fruit flies are attracted by organic acids produced by many fruits (Ai et al., 2010) and *D. suzukii* is attracted by the odors of plants such as Beta-cyclocitral (Keeseey et al., 2015). This volatile molecule is characteristic of young grapes at the beginning of berry formation in summer (Rambla et al., 2016). This is during this period that a sharp increase in the abundance of *D. suzukii* adults in traps is observed in vineyard plots suggesting that flies are particularly attracted to grape (Delbac et al., 2017). At this time period, the quantity of host plants in semi-natural habitats are very limited, (e.g., *R. fruticosus*, (Briem et al., 2018)), and the flies are therefore searching for new food resources. The

spillover of *D. suzukii* populations from uncultivated habitats to fruit crops has been confirmed by trapping experiment (Wang et al., 2016). Although grape has the least host potential among different cultivated fruit species for *D. suzukii* (Bellamy et al., 2013), this highly abundant resource in vineyard-dominated areas is available for females that can lay eggs when the berry skin is less resistant such as after ripening (Entling et al., 2019; Ioriatti et al., 2015; Shrader et al., 2019).

We have observed that the succession of resources over time, i.e., the presence of fruits of several plant species, is essential for *D. suzukii* to complete its complete life cycle throughout the year in our wine-growing landscapes. As this insect is polyphagous, with host plants in both wild and cultivated environments (Kenis et al., 2016), it requires temporal continuity of its host plants (Poyet et al., 2015). An interruption in the temporal continuity of these will then disrupt the population dynamics of *D. suzukii*, which is common in phytophagous insects (Schellhorn et al., 2015). For *D. suzukii*, these breaks in resource continuity can occur at several periods during the year (i.e. the grape harvest represents a break in the temporal continuity of host fruits). One of the key phases of this population dynamics and the resulting crop infestations is the end of the insect diapause (Panel et al., 2018). At this time, the ovaries of *D. suzukii* are functional and females can thus lay eggs (Arno et al., 2016; Briem et al., 2016). The choice of receptive host fruits present is then limited and only mistletoe was suitable and available for this function in our study. In our monitoring network, the vineyard plots near the areas where mistletoe infested trees are located will then be the ones where we find the most adult individuals trapped in spring (data not shown). As the vine is a relatively late host crop compared to other host crops, several periods of interruption of resource continuity may still occur. We have shown in our data that *R. fruticosus* aggr. receptivity period may be very significant for the life cycle of *D. suzukii* since it extends over 4.5 months. The genus *Rubus* is known to be crucial for the seasonal activity of the insect (Klick et al., 2016). Blackberry represents, around our vineyard plots, the largest proportion of wild host plants and it could play a major relay host candidate before colonizing grapes. In fall, the final level of grape infestation by *D. suzukii* will therefore be determined by the development of the insect through the presence or absence of receptive and successive host plants in the perimeter of the plots. This can be confirmed in 2017 where one of our twenty plots, with one of the highest rates of resource host plants around, was not harvested due to high level of damages with more than 10 *D. suzukii* per cluster and the presence of rot (acid and grey mold). Several studies have recently shown that landscape context and particularly the proportion of semi-natural habitats significantly influenced population dynamics of *D. suzukii* in blueberry (Haro-Barchin et al., 2018), cherry (Hennig and Mazzi, 2018; Santoiemma et al., 2018) or raspberry crops (Klick et al., 2016; Pelton et al., 2016). Our results provide an explanation about the positive effect of semi-natural habitats and the key role of wild host plant species in the vineyard landscape for *D. suzukii* population dynamics. *Drosophila suzukii* population must develop through various nearby receptive hosts to promote grape infestation, and the landscape is an important component to be taken into account when assessing the epidemic risk of this pest on vine. It is therefore necessary to consider a spatiotemporal study of the presence of the resource host plants around the vineyard plots.

Semi-natural habitats that host wild plants for *D. suzukii* are also known to have positive effects on the level of biological pest control provided by natural enemies, i.e., conservation biological control (Tscharntke et al., 2008). Moreover, such habitats could affect the level of pest control provided by augmentative (e.g., *Trichopria drosophilae* (Perkins)) (Rossi Stacconi et al., 2018), classical biological control (e.g., *Ganaspis brasiliensis* (Ihering)) (Daane et al., 2016), or by conserving fortuitous parasitoids (Mazzetto, 2016). It is therefore of major importance to study the balance of positive and

negative effects of wild host plants and their habitats on top-down control in vineyard landscapes as this remains largely unexplored.

In conclusion, our study demonstrates that several plant species (five in our southwestern of France ecological conditions) are host plants for *D. suzukii* throughout the year and we established a pattern of plant species succession allowing the continuous presence of the insect in our geographical area. This knowledge allows us to understand potential resource continuity in time and how this will affect population dynamics of a major invasive pest species in agricultural landscapes. We here confirm the presence of a sequence of fruit availability and the important role played by the vineyard surrounding vegetation as reservoir or eventually hotspots of infestation. The next step will be to quantify the impact of the spatial and temporal distribution of these resource host plants on the insect's population dynamics to analyze the predictive ability of such landscape indicators. Our results allow us to better understand how to improve the pest monitoring by specifically targeting the host plants to be sampled according to the period. This pest monitoring is necessary to assess the risk in a given plot of land. Improved monitoring will favor the adaptation of the management procedures to the specific characteristics of the plot. Further studies would interestingly focus on the different resources around the vineyards and their potential function as hotspots for *D. suzukii*.

Acknowledgments

We thank Delphine Binet for technical assistance during the fieldwork, and are thankful to the farmers for authorizing us to access to their fields and for their interest in the project. Authors are grateful to the associate editor Antonio Biondi and the anonymous reviewers for valuable comments improving the manuscript. This research was performed within the cluster of excellence COTE. The research presented in this paper was partially funded by the InvaProtect project (European Union's INTERREG V Upper Rhine program 2016-2018).

CHAPITRE 3

Analyse des effets de la distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires sur les niveaux de populations de *Drosophila suzukii* en vigne

III 1. Description de l'étude

L'objectif de ce chapitre est d'abord de comprendre si la prise en compte d'informations fonctionnelles sur la disponibilité des ressources alimentaires, telle que la distribution spatiale et/ou temporelle des ressources, permet de mieux comprendre les dynamiques de population de *Drosophila suzukii* dans les paysages viticoles. En second plan, nous avons également un objectif d'ordre méthodologique qui est de comparer les qualités prédictives d'indices paysagers basés sur le type d'occupation du sol avec des indices fonctionnels basés sur la distribution spatiale et temporelle des ressources pour l'insecte étudié. Notre objectif est donc de déterminer si ces informations fonctionnelles sur le paysage permettent d'améliorer notre capacité à prédire la densité du ravageur, et en particulier les niveaux de captures. On fait ici l'hypothèse qu'une description fonctionnelle du paysage intégrant la distribution des ressources alimentaires dans l'espace et dans le temps permettrait de mieux comprendre les dynamiques de *D. suzukii* et de gagner en pouvoir prédictif.

III 2. Participation de Lionel Delbac

Conception de l'expérimentation : 33% (+ D. Thiéry et A. Rusch)

Réalisation des relevés : 95% (+ D. Binet)

Mise en émergence, suivi, identification : 95% (+ D. Binet)

Analyse et traitement des données : 80% (+A. Rusch et conseils des 3 membres du CST)

Rédaction de la publication : 75% (+ D. Thiéry, A. Rusch)

III 3. Historique de l'article en préparartion

Cet article est en préparation et sera soumis à une revue d'Ecologie Appliquée début 2021. L'ébauche du calcul de l'indice de composition fonctionnelle a été présentée durant le 3^e Comité de Suivi de Thèse de 2019 dont les membres ont apporté des recommandations pour les analyses. Une première version a été réalisée durant l'été 2020. La version présentée dans cette thèse est la 3^e version.

III 4. Résumé de l'article

A partir des données de suivis de piégeage et d'émergences de fruits sauvages de *Drosophila suzukii* dans notre réseau de vingt parcelles de vigne dans la région de Bordeaux, nous avons cherché à savoir si la répartition spatiale et temporelle des ressources permet d'expliquer la dynamique des populations de l'insecte. Pour cela nous avons comparé un indice de composition classique à un indice de composition basé sur les ressources alimentaires en prenant en compte une fonctionnalité de plus en plus croissante sur les émergences des indidus qui en sont issus. Il ressort des analyses que les captures de *D. suzukii* sont mieux prédites avec l'indice de composition de référence. Ce dernier prend en compte les ressources substituables et non substituables ce qui permet une meilleure adéquation avec le jeu de données. Ce type d'indicateur est plus adapté pour une mise en oeuvre pratique pour la définition de zones à risque du ravageur au vignoble.

III 5. Version en préparation

Rôle des ressources alimentaires sur les niveaux de populations de *Drosophila suzukii* en vignoble

Lionel Delbac*, Adrien Rusch, Denis Thiéry

INRAE (French National Institute for Agricultural, Food and the Environment), UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, ISVV, CS 20032, 33882 Villenave d'Ornon Cedex, France

*Corresponding author: Lionel Delbac, Tel.: +33557122627, E-mail: lionel.delbac@inrae.fr

Résumé

Une compréhension fine des habitats peut permettre d'expliquer les dynamiques de populations des insectes. C'est le cas de la dynamique temporelle et spatiale des ressources qui peut affecter les individus mobiles que sont les ravageurs polyphages. Parmi ceux-ci, l'espèce invasive *Drosophila suzukii* semble profiter d'une complémentarité des ressources nutritives dans l'habitat semi-naturel avant de s'attaquer aux cultures de petits fruits. Nos travaux ont cherché à expliquer ce processus écologique dans les parcelles de vigne. Pour cela, nous avons mis en place une expérimentation de suivi de piégeage et d'émergences d'adultes de *Drosophila suzukii* à partir de prélèvements de fruits sauvages dans un réseau de vingt parcelles viticoles dans la région de Bordeaux. Pour décrire la dynamique des populations du ravageur, nous avons comparé un indice de composition paysager classique (pourcentage d'habitats semi-naturels) avec un indice de composition fonctionnel prenant en compte la présence des ressources alimentaires avec différentes valeurs d'émergences des adultes qui en sont issues. Les résultats montrent que l'utilisation d'un indice fonctionnel tel que calculé n'apporte pas de performance supplémentaire à celle issue de l'indice de composition classique ; la prédiction est elle-aussi moins performante. Les ressources substituables et non substituables doivent être considérées lorsque l'on souhaite décrire la dynamique de population de *D. suzukii*. La faisabilité et la simplicité des mesures doivent également être considérées lorsque l'on souhaite définir de manière pratique les zones viticoles à risque pour le ravageur.

Mots-Clefs

Drosophila suzukii, Vigne, Paysage, Ressources, Dynamique de population

Introduction

Les espèces invasives posent souvent d'énormes problèmes environnementaux, souvent en affectant les équilibres de biodiversité (Simberloff, 2003). La gestion et le contrôle de ces espèces à l'échelle du paysage pose le challenge de savoir où prioriser les efforts de gestion aux échelles locales et régionales pour optimiser les moyens de surveillance (Lurgi et al., 2016). Le fait de déterminer quels facteurs influencent la propagation et la distribution de ces espèces peut faciliter les pratiques de gestion et de contrôle (Sax et al., 2007). En effet, déterminer où et quand allouer les moyens de surveillance nécessaires est un problème particulièrement difficile à gérer (Baker, 2017). Les invasions biologiques qui ont réussi sont souvent le résultat d'espèces très performantes et à très forte plasticité environnementale. De ce fait nombre d'entre-elles posent de gros problèmes en agriculture (Lurgi et al., 2016). Les études menées sur les espèces invasives ont montré un effet

positif de l'hétérogénéité spatiale sur les populations de ces espèces, à savoir qu'elle favorise leur établissement et leur propagation (Lustig et al., 2017). La densité de population de ces espèces est déterminée par la qualité et la structure spatiale des habitats (With, 2002, 2004). Une meilleure compréhension des effets relatifs de la composition du paysage sur les invasions biologiques est nécessaire pour concevoir des stratégies de gestion optimales (Lustig et al., 2017). Il est donc essentiel de comprendre l'effet de la répartition des habitats appropriés à l'espèce invasive cible sur son établissement et sa propagation afin de planifier au mieux les stratégies visant à la contenir (Lustig et al., 2017).

Parmi les facteurs environnementaux qui peuvent favoriser l'émergence et l'installation d'une espèce, la structure du paysage et la distribution spatiale et temporelle des ressources apparaît comme un facteur clé (Fahrig et al., 2011), or il y a très peu d'étude sur cet aspect (Schellhorn et al., 2015). Il est nécessaire de tenir compte de la variabilité temporelle des différents habitats pour déterminer les types de couverture fonctionnellement importants dans un paysage en tant que "source" ou "puits" pour les populations (Janković et al., 2017). Ce principe de dynamique source-puits façonne les dynamiques de population et la dispersion des organismes à travers le processus de complémentation (*i.e.* différents types d'habitats fournissent différents types de ressources) ou de supplémentation (*i.e.* différents types d'habitats fournissent des ressources similaires mais de qualité différente) (Dunning et al., 1992). En regardant ces aspects là aux échelles plus fines, cela permet de comprendre les dynamiques de population. Il y a au niveau de la littérature assez peu d'étude analysant les effets de la structure fonctionnelle du paysage sur des processus écologiques (Mühlner et al., 2010). Les effets relatifs de la composition du paysage doivent être étudiés plus en détail afin de fournir des options de gestion claires et efficaces à l'échelle du paysage dans une optique d'optimisation des services de lutte (Martin et al., 2019). L'hétérogénéité des paysages agricoles génère des modèles de disponibilité temporelle des ressources différents pour les organismes mobiles exploitant ces paysages (Spiesman et al., 2020). Beaucoup d'espèces sont susceptibles de subir une discontinuité des ressources sous la forme de goulets d'étranglement ou d'interruptions des ressources disponibles dans les paysages agricoles actuels (Schellhorn et al., 2015). Dans le cas de ressources alimentaires qui émergent de façon asynchrone dans différentes parcelles d'habitats, cela crée un ensemble de parcelles temporairement complémentaires qui réduisent les déficits de ressources. Cela entraîne un approvisionnement continu de ressources à l'échelle du paysage pour les espèces mobiles, c'est le processus que l'on qualifie de complémentarité temporelle des ressources qui peut avoir des conséquences sur la dynamique des populations d'espèces (Spiesman et al., 2020). L'utilisation complémentaire de l'habitat sert à différents moments pour un même groupe d'espèces au cours de sa période d'activité (Mandelik et al., 2012). Les espèces généralistes peuvent plus facilement accepter cette complémentarité de ressources temporelles de l'habitat que les espèces spécialistes, dans la mesure où elles ont un spectre de polyphagie (ou une gamme d'hôtes acceptables) plus importante (Spiesman et al., 2020). Mais celle-ci favorise surtout la persistance des populations animales mobiles qui peuvent donc se déplacer entre les différentes ressources (Rundlöf et al., 2014).

Les travaux sur la complémentarité spatiale et/ou temporelle des ressources ont surtout été conduits sur des insectes pollinisateurs, dont les abeilles sauvages qui peuvent bénéficier de l'existence de ressources florales temporelles asynchrones dans les paysages hétérogènes (Mandelik et al., 2012; Requier et al., 2015; Spiesman et al., 2020). Les paysages diversifiés fournissent des ressources florales complémentaires qui permettent d'augmenter l'abondance et la richesse au printemps des

abeilles sauvages (Mallinger et al., 2016). La continuité spatio-temporelle des ressources favorise aussi la persistance des populations de bourdons pour lesquels les ressources de fin de saison sont notamment un goulot d'étranglement (Rundlöf et al., 2014). Notre étude cherche d'abord à augmenter le pouvoir explicatif et notre compréhension du processus écologique en jeu (c'est à dire de l'effet temporel de la disponibilité des ressources alimentaires) dans la dynamique des populations de *D. sukuzii*. Dans un second niveau, l'application de ces connaissances sera le développement de modèles avec des visées prédictives des niveaux de populations du ravageur dans les parcelles cultivées. Ces modèles prédictifs pourraient être plus dynamiques en prenant en compte les changements temporels, la relation entre le paysage et les insectes à des intervalles de temps multiples (Karp et al., 2018). Leur pouvoir prédictif serait accru par une classification plus pertinente sur le plan fonctionnel et adaptée aux ravageurs (Fahrig et al., 2011). Toutefois, une description plus détaillée du paysage ne produit pas nécessairement des prévisions plus précises (Fahrig et al., 2011).

Drosophila sukuzii est une espèce polyphage (Delbac et al., 2020a; Kenis et al., 2016; Poyet et al., 2015). Nos travaux ont montré que l'espèce présente une réponse positive à la lisière des parcelles, notamment dans la culture de la vigne (Delbac et al., 2018b), c'est à dire que la variable d'intérêt croît près de la bordure (Ries et al., 2004). Cela est cohérent avec l'abondance supérieure observée dans les lisières des parcelles des espèces de drosophiles invasives (Penariol and Madi-Ravazzi, 2013). En effet, la présence de plantes hôtes non cultivées dans le voisinage des parcelles cultivées augmente la population de *D. sukuzii* dans la parcelle cultivée, que ce soit pour les framboises (Klick et al., 2016), les cerises (Tonina et al., 2018a), les mûres (Haro-Barchin et al., 2018) ou le raisin (Weißinger et al., 2019). Également, l'insecte se déplace toute la journée entre différents habitats (Tait et al., 2020). Il réalise ainsi une colonisation des cultures depuis les habitats sauvages et inversement (Haro-Barchin et al., 2018; Tonina et al., 2018a). Néanmoins cet effet peut résulter d'un déplacement temporel pour les ressources (Rand et al., 2006). En effet, l'abondance des *D. sukuzii* piégées dans les parcelles de vignes adjacentes aux mûres sauvages augmente seulement à certaines périodes de l'année (Weißinger et al., 2019). Cela s'explique en partie par : i) l'existence d'une saisonnalité des fruits des plantes hôtes, comme cela a pu être montré (Delbac et al., 2020a; Poyet et al., 2015) ; mais également par ii) le comportement de recherche d'hôtes qui, chez les insectes, est fonction de l'état physiologique global, et qui est souvent limité aux périodes de ponte ou d'alimentation (Bernays, 2003). En effet, seul le phénotype estival de *D. sukuzii* semble apte à cela (Grassi et al., 2018; Vonlanthen and Kehrl, 2015).

Pour l'agroécosystème viticole, les études sur la continuité temporelle des ressources et l'analyse fonctionnelle du paysage sur *D. sukuzii* sont inexistantes. Dans ce travail, nous avons cherché à définir la dépendance de l'espèce vis-à-vis des ressources, c'est à dire déterminer l'hétérogénéité fonctionnelle du paysage (Fahrig et al., 2011). Les fruits hôtes dans les habitats semi-naturels représentent un type de couverture fonctionnelle pour l'alimentation et la ponte de *D. sukuzii*. Nous avons confronté une approche de type composition fonctionnelle du paysage à celle plus classique de composition, c'est à dire de description du paysage basée sur les types d'habitats sans description de leur capacité à héberger ou non des ressources alimentaires. Par la suite, nous avons testé laquelle des deux approches permet le mieux de prédire les niveaux de populations de *D. sukuzii* dans les pièges attractifs au vignoble.

Matériel et méthodes

Sites d'étude

Le dispositif mis en place est situé dans la région viticole de Saint-Emilion, à 40 km à l'est de Bordeaux (France). Le climat de cette région est océanique avec une température douce et plusieurs jours de pluie tout au long de l'année (Fermaud et al., 2016). La zone d'étude couvre une superficie de 12 000 ha dans cette aire d'appellation d'origine contrôlée où la culture de la vigne est dominante dans le paysage (Verpy et al., 2014). Ce paysage est fragmenté par cette alternance de parcelles de vignes, de zones résidentielles mais aussi d'un habitat paysager composé de jachères, de prairies naturelles, de haies, de bosquets et de forêts plus ou moins cultivées. Dans cette zone, nous avons sélectionné vingt parcelles de vigne en fonction d'un gradient de diversité paysagère autour d'elles. Les parcelles sélectionnées sont toutes de cépage Merlot et sont gérées selon le mode de production conventionnel. Les bordures des parcelles sont constituées de routes, de parcelles de vigne, de haies ou de forêts. Ce dispositif a permis d'obtenir une variabilité de la situation paysagère et de la présence de plantes hôtes ressources. Nous avons calculé la proportion d'habitats semi-naturels (%HSN) comme étant le pourcentage de terres composé de bois, de prairies, de haies, d'arbustes et de buissons avec le logiciel ArcGis 10.4® (Environmental Systems Research Institute, New York). Ce %HSN se répartit entre 0 et 31,7 % dans une zone tampon de 100 m autour des parcelles. Cet indice influence positivement les niveaux de populations des Drosophilidae et notamment des *D. suzukii* dans les parcelles de vigne (Delbac et al., 2020b). Il correspondra lors de nos analyses à l'indice de référence dit "classique de composition" que nous incorporerons pour comparaison avec l'indice de "composition fonctionnelle" qui sera créé à partir des cartographies et suivis d'émergences des adultes à partir des plantes hôtes ressources.

Echantillonnages et relevés de terrain

Pour quantifier les niveaux de populations d'adultes de *D. suzukii*, nous avons positionné trois pièges attractifs au centre des parcelles de vigne, à une distance respective de 10 m le long d'un transect. Ces pièges, recommandés en France pour la surveillance des populations d'adultes de cette espèce dans le vignoble, consistent en une bouteille d'un litre d'eau gazeuse, percée de 20 trous de 5 mm de diamètre sur la partie supérieure et remplie de 125 ml d'appât (1/3 de vin rouge, 1/3 de vinaigre de cidre, 1/3 d'eau et quelques gouttes d'agent mouillant) (Anonymous 2015). Les pièges ont été posés pendant une période de 7 jours chaque mois de 2017. Les drosophiles capturées ont été récupérées dans de l'éthanol à 70°, puis identifiées à l'espèce sous loupe binoculaire jusqu'à un grossissement de X50. Les identifications taxinomiques ont été réalisées à l'aide des critères pour *Drosophila suzukii* (Withers and Allemand, 2012). Seules les captures de cette espèce ont été retenues pour cette étude.

Autour de ces parcelles, nous avons réalisé un inventaire et une géolocalisation des ressources en espèces végétales hôtes autres que la vigne pour *D. suzukii*. Tout au long de la période expérimentale en 2017, nous avons contrôlé les infestations de *D. suzukii* sur les fruits sauvages dans un rayon de 100 mètres autour de chaque parcelle. Pour cela, nous avons créé une zone de délimitation avec le logiciel ArcGis 10.4®. Nous l'avons transférée sur un smartphone Android équipé du logiciel OpenStreetMap Automated Navigation Directions (OsmAnd), qui permet une localisation dans le rayon facilement sur le terrain (Lochlainn et al., 2018). Nous avons cartographié la surface et la quantité de fruits portés par les différentes espèces de plante hôte (hors raisin) pour lesquelles sont enregistrées des émergences dans le paysage viticole bordelais, à savoir : le gui, le cerisier, le sureau

noir et la mûre sauvage (Delbac et al., 2020a). Nous avons calculé une surface pour les plantes hôtes avec, par défaut, un pied unique correspondant à 1 m² ; pour les massifs de la même espèce (essentiellement ceux de la mûre sauvage), le calcul de la superficie a été réalisé via la fonction calcul de zone d'un GPS Garmin® GPSMAP64st. Pour définir la quantité de fruits par pied (baies ou corymbes), nous avons utilisé une échelle ordinale selon la grille suivante : 1 = 1 fruit, 2 = ≤ 5 fruits, 3 = 6 à 25 fruits, 4 = 26 à 50 fruits et 5 = >50 fruits. Pour obtenir une donnée quantitative de cette variable, nous avons pris le centre de classe de chaque catégorie (à savoir 1 ; 3,5 ; 15,5 ; 38 et 75 respectivement). Les différents fruits prélevés ont été placés en laboratoire à 22°C, 16 h de jour et une humidité de 70% durant 21 jours pour l'obtention des émergences des adultes de *D. suzukii*.

Calcul de l'indice de composition fonctionnelle

Pour la mise au point de cet indice, nous avons opté pour la définition du scenarii de continuité des ressources établi dans nos travaux antérieurs (Delbac et al., 2020a). Sa création se rapproche de ceux calculés selon des valeurs de coût liées à la dispersion (Mühlner et al., 2010). Cet indice prend donc en compte la temporalité des infestations sur les fruits tout au long des mois. Pour la construction d'un tel indice dynamique, on peut se référer au travail de description d'un "flowering landscape" réalisé sur les ressources florales et les pollinisateurs (Frankl et al., 2005). Pour ce modèle général d'approche, les ressources florales des communautés végétales sont estimées par la phénologie florale et le couvert végétal des espèces de plantes entomophiles. Un tel type d'indice est adaptable à notre travail en prenant la dynamique temporelle des émergences issues des plantes hôtes en lieu et place des périodes de floraison.

Par espèce végétale, par site (soit un paysage donné) et pour un mois donné de présence des fruits *in situ*, la quantité estimée de fruits par m² a été multiplié par les valeurs potentielles selon le modèle suivant :

$$\text{Espèce}_i = \sum [\text{Patch}_j \times \text{Surface}_j \times \text{Quant_fruits/m}^2_j \times \text{Pot_esp}_i]$$

Pour chaque plante hôte (Espèce_i), nous avons estimé la disponibilité des ressources dans le paysage avec trois approches différentes basées sur le potentielle d'émergences par baie (Pot_esp_i) :

i) utilisation des valeurs de la littérature, dites "**théoriques**". Pour ce type de calcul on utilise les valeurs bibliographiques de capacité de développement de *D. suzukii* pour chaque plante hôte ressource (Poyet et al., 2015). Celles-ci peuvent être considérées comme des potentiels maximum en conditions optimales ;

ii) utilisation des valeurs moyennes d'émergences obtenues durant l'ensemble de l'expérimentation 2017 par espèces végétales, dites "**émergences moyennes**". Elles présentent l'avantage d'être concrètes, faciles à acquérir, et adaptées à notre expérimentation en conditions naturelles.

iii) utilisation des valeurs moyennes mensuelles d'émergences durant l'ensemble de l'expérimentation 2017 par espèces végétales, dites "**émergences dynamiques**".

Les valeurs de la variable "Pot-esp_i" pour ces trois catégories sont résumées dans le Tableau 1.

Tableau 1. Valeurs retenues du nombre d'émergences par baie pour les quatre espèces de fruits hôtes, pour les valeurs théoriques, d'émergences moyennes et dynamiques selon le type d'approche du mode de calcul de la variable "Pot_esp_i".

Valeur/baie	gui	cerise	sureau noir	mûres
Théoriques	2.250	1.750	0.750	4.000
Emergences moyennes	0.453	1.148	0.102	0.688
Emergences dynamiques				
mai	0.422	.	.	.
juin	0.500	0.440	.	.
juillet	.	2.917	0.128	0.493
août	.	.	0.112	0.252
septembre	.	.	0.072	0.504
octobre	.	.	.	1.455
novembre	.	.	.	0.167
décembre	.	.	.	0.233

Pour le sureau noir, la cartographie a été réalisée en estimant le nombre de corymbe par arbre. Néanmoins le nombre d'émergences dans la littérature est donné par baie. Nous avons donc calculé le nombre moyen de baies par corymbe (issu du nombre de baies par corymbe comptabilisé lors des prélèvements de fruits de cette espèce végétale), puis nous l'avons reporté à chaque mois de prélèvements correspondant. Cette approche permet d'obtenir un nombre d'émergences par corymbe comparable pour les trois modes de calcul de la variable "Pot_esp_i" pour le sureau noir (Tabl. 2).

Tableau 2. Valeurs du nombre de baies par corymbe et d'adultes correspondants par corymbe pour le sureau noir.

Valeur/sureau noir	Baies/corymbe	Adultes/corymbe
Théoriques	141.72	106.28
Emergences moyennes	141.72	14.46
Emergences dynamiques		
juillet	233.15	29.84
août	158.83	17.79
septembre	57.96	4.17

Analyses statistiques

Les variables ainsi construites ont été intégrées chacune dans une analyse de régression, entre ces variables et les relevés de piégeage de l'insecte avec un modèle pour chaque mois. Les calculs de coefficients de détermination (R^2) ont visé à déterminer quel modèle présente le meilleur ajustement aux données en fonction de la date. Les analyses ont été réalisées via des modèles linéaires (LMs). Les valeurs des captures des trois pièges relevés par parcelle ont été sommées en une seule valeur.

Pour chaque mois, nous avons testés quatre modèles différents dont les effets testés étaient :

- 1) la variable pourcentage d'habitats semi-naturels, soit le modèle classique de composition, nommé "**référence**",

- 2) les variables espèces hôtes calculées à partir des données théoriques, nommé "**comp_fonct_théoriques**"
- 3) les variables espèces hôtes calculées à partir des données d'émergences moyennes, nommé "**comp_fonct_émergences**"
- 4) les variables espèces hôtes calculées à partir des données d'émergences dynamiques, nommé "**comp_fonct_dynamiques**".

Les valeurs des variables testées et de piégeage ont été log-transformées pour obtenir une distribution normalisée des résidus des modèles.

L'analyse comparative des capacités prédictives des modèles a été évaluée en suivant. Nous l'avons réalisé par validation croisée qui consiste à considérer une partie du jeu des données pour ajuster le modèle et l'autre part restante pour comparer les valeurs prédites aux valeurs observées et évaluer ainsi les performances du modèle pour la prédiction (Zuur and Ieno, 2016). Parmi les procédures disponibles, nous avons utilisé une validation croisée dite "leave-one-out" (Schaffers et al., 2008) : un modèle de régression est calculé autant de fois qu'il y a de sites, en laissant chaque fois un site différent de côté. En utilisant les paramètres obtenus du modèle, la valeur de la variable à expliquer du site omis est prédite à partir de ses données explicatives après chaque passage. De cette façon, on obtient une valeur prédite de la variable à expliquer pour tous les sites, qui peut ensuite être comparée aux données réelles. Des métriques statistiques, telles l'erreur quadratique moyenne (RMSE), sont utilisés pour mesurer la performance du modèle de régression lors de la validation croisée (Chai and Draxler, 2014). Les analyses ont été réalisées avec le logiciel R en utilisant les packages *tidyverse* et *caret* (Kuhn, 2008).

Résultats

Analyse descriptive sur les données de piégeage

Durant les 8 sessions mensuelles de piégeage de mai à décembre 2017, 477 pièges ont été relevés. Au total 13 412 adultes de *D. suzukii* ont été capturés. Ces adultes ont été capturés en grande quantité en septembre et en octobre (Fig. 1).

Ajustement des modèles

L'effet du pourcentage d'HSN est toujours positif et significatif pour chaque mois dans les LMs (variation de probabilité (p) de $<0,0001$ à $0,016$) (Tab. 3). Les valeurs de R^2 -ajusté montrent une variation sur la saison (Fig. 2). Le modèle classique représente assez bien la part de variance expliquée des données de piégeage en général, un peu moins pour les mois de septembre et d'octobre.

Pour les trois types de modèles sur indice fonctionnel, les résultats sont pratiquement similaires. Les modèles ne sont significatifs que de juin à août puis de novembre à décembre. Les variables plantes hôtes ne ressortent que pour le gui et la mûre sauvage (voir Appendice A : Tab. 1, 2 & 3). On note également que les trois modèles fonctionnels ont un comportement proche pour l'évolution de leur indice d'ajustement au cours du temps. On ne note pas de différence entre eux ; leurs R^2 -ajustés se superposent à l'identique, toujours avec des valeurs inférieures à celles du modèle référence hormis en décembre (Fig. 2). Les modèles dits fonctionnels (modèle utilisant les variables théoriques, d'émergences moyennes ou d'émergences dynamiques) ne sont jamais meilleurs en termes de part de variance expliquée.

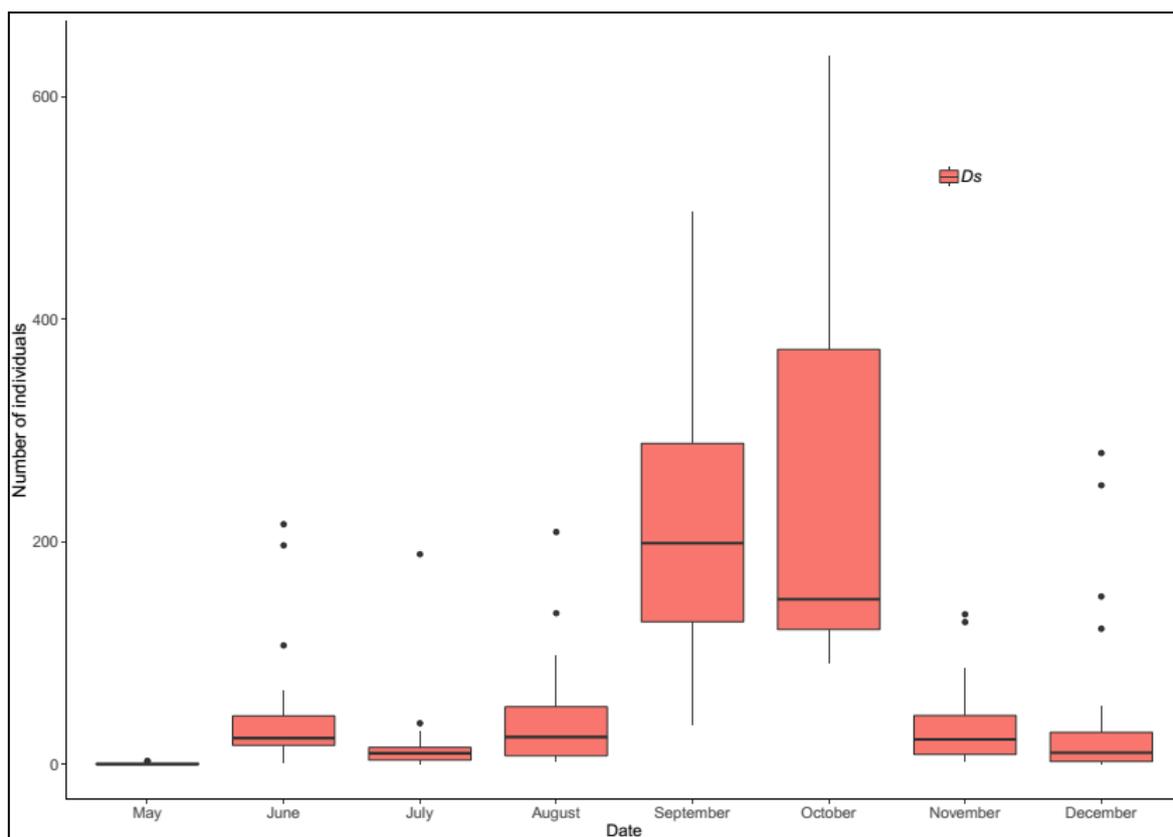


Figure 1. Boxplots du nombre d'adultes de *Drosophila suzukii* capturés par mois durant la période d'étude.

Tableau 3. Valeurs des ajustements des régressions linéaires du modèle avec la variable classique de composition, dit "référence", et les valeurs de piégeage d'adultes de *Drosophila suzukii* pour chaque mois.

	Variable	Estimate (SE)	R ² -adjusted	F value	Pr(>F)
mai	%HSN	0.22 (0.07)	0.294	8.5	0.010
juin	%HSN	0.66 (0.13)	0.570	26.2	<0.001
juillet	%HSN	0.64 (0.17)	0.423	14.9	0.001
aout	%HSN	0.71 (0.15)	0.544	23.7	<0.001
septembre	%HSN	0.29 (0.11)	0.243	7.1	0.016
octobre	%HSN	0.30 (0.11)	0.275	8.2	0.010
novembre	%HSN	0.76 (0.12)	0.686	42.5	<0.001
décembre	%HSN	0.92 (0.25)	0.412	14.3	0.001

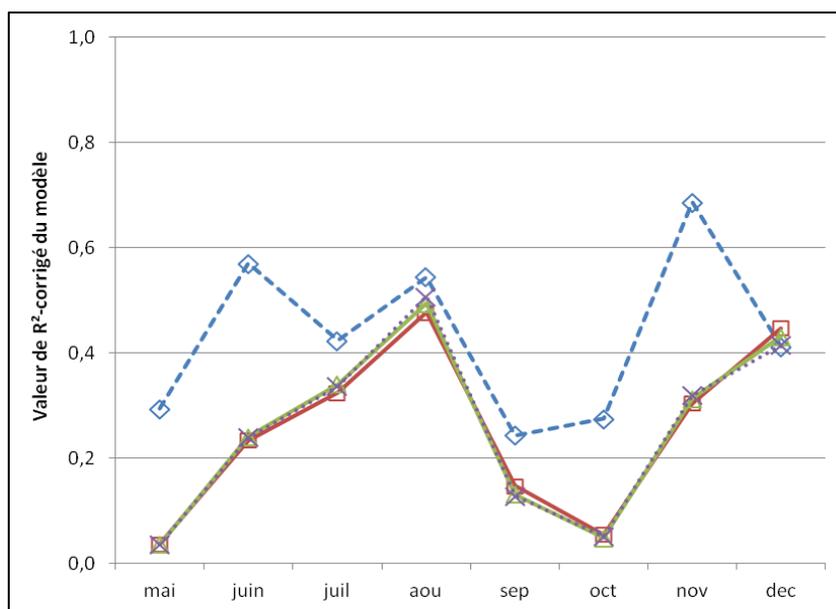


Figure 2. Variation des valeurs de R²-ajusté en fonction des mois pour chaque type de modèle linéaire testé : losanges et pointillés bleus = modèle référence ; carrés et ligne rouges = modèle comp_fonct_théoriques ; triangles et ligne verts = modèle comp_fonct_émergences ; croix et pointillés violets = modèle comp_fonct_dynamiques.

Analyse des capacités prédictives des modèles

L'analyse révèle que le modèle de "référence" présente une meilleure qualité prédictive des quantités d'adultes de *D. sukii* capturés dans les parcelles de vigne de mai à novembre, excepté décembre (Fig. 3 et voir Appendice A : Fig. 1 et Tab. 4, 5, 6 & 7). Les autres modèles avec approche fonctionnelle se comportent à l'identique quelque soit l'origine des émergences d'adultes considérée.

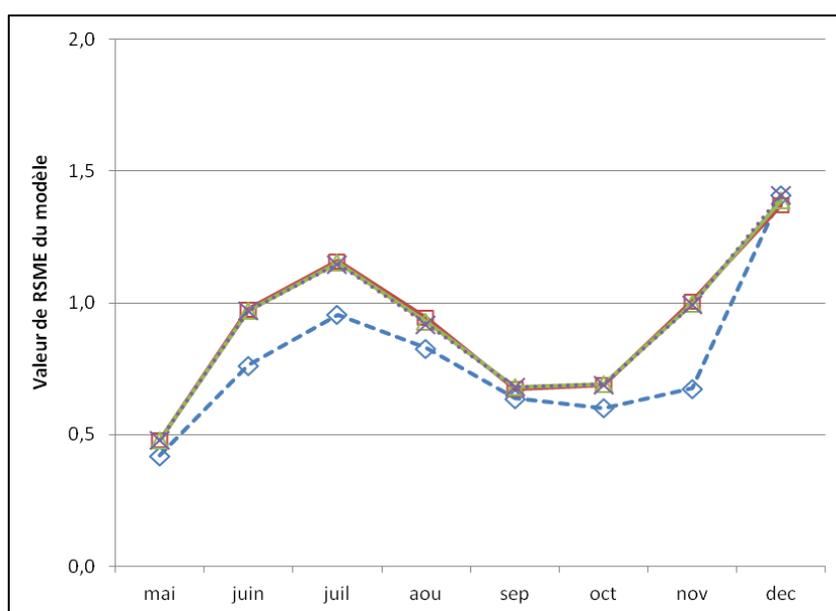


Figure 3. Variation des valeurs de l'erreur quadratique moyenne (RMSE) en fonction des mois pour chaque type de modèle linéaire testé : losanges et pointillés bleus = modèle référence ; carrés et ligne rouges = modèle comp_fonct_théoriques ; triangles et ligne verts = modèle comp_fonct_émergences ; croix et pointillés violets = modèle comp_fonct_dynamiques.

Discussion

Nos résultats montrent que l'ajout d'information fonctionnelle sur la disponibilité des ressources alimentaires ne permet pas d'améliorer les qualités prédictives du modèle basé sur la structure des paysages. L'effet significatif tout au long de la saison du % d'HSN montre que *D. suzukii* utilise différents habitats au cours de l'année (Tonina et al., 2018a). Notamment les forêts et les haies qui fournissent plusieurs hôtes sauvages pour l'alimentation et aussi des conditions climatiques favorables à l'insecte (Cahenzli et al., 2018), c'est à dire un refuge durant les périodes froides, chaudes ou sèches (Santoemma et al., 2018; Tonina et al., 2018a). Cette recherche de conditions climatiques plus favorables à l'insecte est primordiale chez les femelles car elles montrent notamment des paramètres biologiques (fécondité et longévité) supérieurs en condition d'hygrométrie élevée (Tochen et al., 2016). Ces conditions climatiques se retrouvent essentiellement dans les habitats forestiers (Santoemma et al., 2018). Cette composante de l'HSN pourrait ainsi fortement favoriser la dynamique de population de *D. suzukii* durant les périodes sèches (Tonina et al., 2018a). C'est un des paramètres qui guide les déplacements journaliers de l'insecte (Tait et al., 2020). Cette espèce semble donc capable d'identifier, utiliser et profiter de la complémentarité de l'habitat, c'est à dire l'utilisation de différents habitats à différentes périodes au cours de sa période d'activité (Mandelik et al., 2012). Ces différents types d'habitats donnent des ressources différentes (Dunning et al., 1992). Les individus ont besoin de différentes ressources pour survivre et un habitat hétérogène est susceptible de couvrir tous les besoins de la vie dans un petit espace, ceci contrairement à un habitat homogène (Moss et al., 1982). L'HSN est souvent un réservoir de ravageurs (Norris and Kogan, 2000), néanmoins ce sont principalement les espèces de ravageurs généralistes qui sont positivement associés avec la végétation environnante car elles ne dépendent pas uniquement des ressources alimentaires cultivées (Root, 1973; Spiesman et al., 2020). Les espèces généralistes sont souvent plus performantes que les espèces spécialistes dans les environnements complexes et variables en raison de leur plasticité globale (Wang et al., 2017). A l'opposé, les ravageurs spécialistes sont favorisés par la monoculture, *i.e.* *Prays oleae*, ravageur spécialiste de l'olivier, dont la monoculture dans le paysage favorise l'abondance (Villa et al., 2020).

Drosophila suzukii est bien une espèce généraliste (Delbac et al., 2020a; Kenis et al., 2016) et rentre donc dans ce schéma. Comme beaucoup de ravageurs des cultures, cet insecte est favorisé par l'habitat non cultivé environnant (Karp et al., 2018). L'HSN constitue un réservoir pour cette espèce, qui y trouve une complémentarité d'habitats, mais aussi une supplémentation d'habitats, c'est à dire différents types d'habitats donnant des ressources alimentaires similaires mais de qualité différente dans notre cas d'étude (Dunning et al., 1992). On peut estimer que l'hétérogénéité spatiale favorise son établissement et sa propagation dans le vignoble, comme ce qui est souligné pour la plupart des espèces invasives (La Morgia et al., 2011; With, 2002). La présence de plantes hôtes alternatives est donc probablement une bonne explication aux captures supérieures dans les forêts et les bordures contrairement celles en vignoble (Briem et al., 2018). On observe aussi un effet de spillover de l'environnement paysager vers la parcelle de vigne (Delbac et al., 2018b), comme observé sur d'autres cultures (Tonina et al., 2018a).

Les habitats comme les forêts ou les bordures fournissent des ressources clés pour une large partie des espèces d'arthropodes (Chaplin-Kramer et al., 2011). Ces ressources exercent une régulation Bottom-up (ascendante) sur les populations (Pace and Cole, 1994). La complexité du paysage peut affecter notamment directement les insectes phytophages par un effet Bottom-up positif fournissant des ressources clés comme les sites d'hivernations ou de nourritures alternatives (Rusch et al., 2010)

ou par un effet Bottom-up négatif par l'intermédiaire d'habitats inadaptés ou de barrières à leur dispersion (Gustafson and Gardner, 1996). Si les ressources adaptées deviennent plus abondantes, la découverte de ses ressources est plus simple, et la population qui les consomme augmente (Schowalter, 2016). Le rôle des ressources alimentaires dans la dynamique des populations est important. La quantité de nourriture disponible joue alors le rôle de facteur limitant (Dajoz, 1974). Ainsi, pour les drosophiles mycophages, la dynamique spatiale et temporelle des patchs de ressources en champignon peut avoir des effets directs et indirects importants (Worthen and McGuire, 1990). C'est le processus Bottom-up (ressources alimentaires) qui drive les populations de *D. suzukii* plus que la régulation par la faune auxiliaire (Top-down) comme on pouvait le croire avec la réponse positive de l'HSN. En effet, les guêpes parasitoïdes sont supérieures en quantité en forêt mais celles-ci sont peu capables de contrôler les populations de *D. suzukii* très nombreuses dans ces habitats (Haro-Barchin et al., 2018). Ces effets, Bottom-up ou Top-down, qui façonnent la population ne sont pas constant dans le temps (Kindlmann and Burel, 2008). Nos travaux antérieurs ont ainsi montré une saisonnalité des espèces de plantes à fruits qui peuvent permettre le cycle biologique de *D. suzukii* de se réaliser (Delbac et al., 2020a). Néanmoins, il ressort de notre étude que les niveaux de population de l'insecte sont très liés, essentiellement au vignoble, à la présence d'une plante hôte, la mûre sauvage. En effet les insectes phytophages recherchent plus facilement ce type d'hôte abondant car il est en plus grande concentration, émettant ainsi le plus d'odeur attractive à distance (Stanton, 1983). Il permet aussi la plus courte durée de développement, un élément important de la fitness des insectes les exposant le minimum de temps à leurs ennemis naturels (Benrey and Denno, 1997). Les surfaces couvertes de mûriers créent également un environnement très propice au développement de *D. suzukii* (Diepenbrock and Burrack, 2017). Ce que l'on observe donc est le rôle majeur des mûres sauvages dans l'HSN sur le niveau de captures en cours et en fin de saison dans les parcelles de vigne, comme observé en Allemagne (Weißinger et al., 2019). On peut faire le parallèle avec le gui au printemps, plante qui permet à l'insecte de redémarrer son cycle biologique (Briem et al., 2016), permettant de palier un éventuel goulot d'étranglement en début de saison (Schellhorn et al., 2015).

Nos résultats montrent que les indices fonctionnels choisis n'améliorent pas la qualité prédictive du modèle. Néanmoins cela peut venir : (i) d'une mauvaise caractérisation des ressources alimentaires ou que (ii) d'autres traits fonctionnels des paysages sont importants à considérer. Nous n'avons pas observé de différence entre les sorties des modèles issues des données de la littérature et celles que nous avons obtenues sur nos suivis d'émergence d'échantillons de terrain. Chez les drosophiles, les conditions de laboratoires ne semblent pas altérer le modèle général sur les traits d'histoire de vie des insectes (Maclean et al., 2018). On observe même une corrélation des traits physiologiques et écologiques entre les individus de laboratoire et ceux de terrain. Cela semble correspondre avec nos résultats où quel que soit l'origine des données, il n'y a pas de différence notamment sur l'effet significatif des variables plantes hôtes à chaque mois. L'ajout de l'information sur la dynamique d'émergences des adultes de *D. suzukii* dans un modèle de prédiction est insuffisant à l'ajustement et la prévision. De plus, au niveau temporel, on note une absence d'ajustement des modèles fonctionnels en mai, en septembre et en octobre, contrairement au modèle de composition classique. La prise en compte de la distribution des ressources alimentaires n'aborde pas les autres types de ressources apportées par l'HSN. En effet, les indices fonctionnels utilisent dans leurs calculs uniquement les ressources substituables (*i.e.* les ressources nutritives de différentes qualité) alors que l'indice de composition classique englobe les ressources non substituables (*i.e.* l'ensemble des ressources durant le cycle de vie de l'insecte) (Dunning et al., 1992). Concernant le mois de mai, les

captures sont différentes de celles des mois suivant car elles concernent surtout des captures d'adultes hivernants (95% contre moins de 2% en moyenne respectivement). Le phénotype hivernal est la forme de conservation hivernale de l'espèce (Grassi et al., 2018) et celui-ci disparaît avec l'apparition des fruits des plantes hôtes (Kaçar et al., 2016). La présence de plantes hôtes ne peut générer ainsi que le phénotype estival et explique l'absence d'effet significatif des plantes hôtes ressources sur les captures à cette date. Pour les mois de septembre et d'octobre, les résultats non significatifs sont être liés à la période des vendanges. En effet *D. suzukii* peut être observée sur les fruits en décomposition (Bal et al., 2017) notamment le raisin qui se retrouve en très grande quantité dans notre réseau de parcelles. Cela peut entraîner une altération du lien entre la présence des ressources alimentaires sauvages et le piégeage comme ce qui peut s'observer sur d'autres cultures lors de la récolte (Cahenzli et al., 2018). Durant cette période, il semble que l'immigration soit négligeable par rapport à la population sur la culture et on se retrouve essentiellement avec une population locale issue d'infestations intra-culture. Dans une optique prédictive, il faut opter pour le meilleur modèle, représentatif et constant dans la durée. L'indice de composition classique semble d'après nos résultats répondre à cette attente. Néanmoins il faudrait faire des analyses complémentaires [*i.e.* Receiver operating characteristic (ROC) analysis (Rusch et al., 2012)], considérer d'autres traits fonctionnels des paysages et envisager une validation sur un autre jeu de données indépendant. Les conséquences appliquées de ce travail se placent dans le cadre de la définition de zones viticoles à risque différentiel pour une approche de politique publique : i) si la définition grossière du paysage (*i.e.* calcul du %HSN) est plus pertinente, la définition de ces zones sera assez simple à réaliser ; ii) à l'opposé, s'il faut déterminer plus finement le paysage (*i.e.* inventaire de toutes les espèces de plantes hôtes ressources avec/sans leur potentiel), cette détermination sera plus complexe à réaliser, voire utopique.

En conclusion, les ressources alimentaires ne sont pas les seules sources explicatives des captures de *D. suzukii* dans les parcelles de vigne. Les ressources de type abris et refuge tout au long de la saison doivent également être considérées, soit un processus de complémentarité de l'habitat. Il ne semble donc pas nécessaire de décrire très finement le paysage pour prédire les risques d'abondance des populations de l'insecte. En pratique, la définition d'un indicateur paysager de type composition, tel le pourcentage d'habitat semi-naturel, ressort d'après nos analyses comme suffisant pour définir les zones viticoles à risque. Cette approche est assez simple à réaliser et on peut envisager qu'elle soit mise en œuvre à l'échelle des zones de production par les instances professionnelles (type Chambre d'Agriculture, Groupement de Défense contre les Organismes Nuisibles (GDON)...) par une approche d'analyse paysagère *in silico*. Elle pourra être améliorée sur le terrain par un positionnement plus précis des pièges ou des observations de dégâts près des zones où se trouvent du gui et/ou des massifs de mûres sauvages dans les bordures. Un tel type de démarche permettra aux professionnels de définir où concentrer les moyens de surveillance (piégeage, observation) et limitera ainsi les coûts financiers, la perte de temps et les éventuels traitements insecticides préventifs inutiles sur les zones non à risque.

Remerciements

Nous remercions Delphine Binet pour son assistance technique lors du travail de terrain, et nous remercions les agriculteurs de nous avoir autorisés à accéder à leurs champs et de leur intérêt pour le projet. Cette recherche a été réalisée dans le cadre du pôle d'excellence COTE. La recherche présentée dans cet article a été partiellement financée par le projet InvaProtect (programme INTERREG V Rhin Supérieur 2016-2018 de l'Union européenne). Ce manuscrit a bénéficié des

contributions scientifiques du Dr Olivier Chabrierie (Université de Picardie Jules Verne, UMR 7058 EDYSAN, Amiens, France), du Dr Simon Fellous (INRAE, UMR 1062 CBGP, Montpellier, France) et du Dr Hervé Jactel (INRAE, UMR 1202 BIOGECO, Cestas, France).

Appendice A. Données supplémentaires

Tableau 1. Valeurs des ajustements des régressions linéaires du modèle fonctionnel avec les variables plantes hôtes avec quantité d'adultes qui en émergent issue de la bibliographie, dit "comp_fonct_théoriques", et les valeurs de piégeage d'adultes de *Drosophila suzukii* pour chaque mois.

	Variable	Estimate (SE)	F value	Pr(>F)	R ² -adjusted	F value	Pr(>F)
mai	Gui	0.05 (0.04)	1.7	0.213	0.036	1.7	0.213
juin	Gui	0.21 (0.08)	5.9	0.020	0.234	3.9	0.040
	Cerise	0.11 (0.10)	1.0	0.295			
juillet	Cerise	0.12 (0.11)	3.7	0.071	0.324	4.0	0.026
	Mûre	0.07 (0.06)	6.7	0.020			
	Sureau noir	0.10 (0.07)	1.7	0.210			
aout	Mûre	0.14 (0.05)	18.6	<0.001	0.477	9.7	0.002
	Sureau noir	0.05 (0.06)	0.7	0.417			
septembre	Mûre	0.07 (0.04)	5.2	0.035	0.147	2.6	0.101
	Sureau noir	-0.01 (0.05)	0.0	0.887			
octobre	Mûre	0.04 (0.03)	2.1	0.165	0.054	2.1	0.165
novembre	Mûre	0.13 (0.04)	9.3	0.007	0.304	9.3	0.007
décembre	Mûre	0.24 (0.06)	16.3	<0.001	0.447	16.3	<0.001

Tableau 2. Valeurs des ajustements des régressions linéaires du modèle fonctionnel avec les variables plantes hôtes avec quantité d'adultes issue des données d'émergences moyennes de l'expérimentation, dit "comp_fonct_émergences", et les valeurs de piégeage d'adultes de *Drosophila suzukii* pour chaque mois.

	Variable	Estimate (SE)	F value	Pr(>F)	R ² -adjusted	F value	Pr(>F)
mai	Gui	0.07 (0.05)	1.6	0.216	0.035	1.7	0.216
juin	Gui	0.27 (0.10)	6.9	0.018	0.240	4.0	0.038
	Cerise	0.12 (0.11)	1.1	0.304			
juillet	Cerise	0.13 (0.12)	3.8	0.069	0.340	4.3	0.022
	Mûre	0.09 (0.08)	7.5	0.015			
	Sureau noir	0.12 (0.10)	1.5	0.238			
aout	Mûre	0.18 (0.06)	20.2	<0.001	0.494	10.3	0.001
	Sureau noir	0.05 (0.08)	0.3	0.570			
septembre	Mûre	0.08 (0.05)	4.8	0.042	0.131	2.4	0.117
	Sureau noir	-0.01 (0.06)	0.0	0.857			
octobre	Mûre	0.05 (0.04)	2.0	0.179	0.048	2.0	0.179
novembre	Mûre	0.16 (0.05)	9.6	0.007	0.313	9.7	0.006
décembre	Mûre	0.29 (0.07)	15.4	<0.001	0.431	15.4	<0.001

Tableau 3. Valeurs des ajustements des régressions linéaires du modèle fonctionnel avec les variables plantes hôtes avec quantité d'adultes issue des données d'émergences mensuelles de l'expérimentation, dit "comp_fonct_dynamiques", et les valeurs de piégeage d'adultes de *Drosophila suzukii* pour chaque mois.

	Variable	Estimate (SE)	F value	Pr(>F)	R ² -adjsted	F value	Pr(>F)
mai	Gui	0.07 (0.05)	1.6	0.217	0.035	1.7	0.217
juin	Gui	0.27 (0.10)	7.0	0.017	0.239	4.0	0.038
	Cerise	0.14 (0.13)	1.0	0.337			
juillet	Cerise	0.10 (0.10)	3.8	0.068	0.337	4.2	0.022
	Mûre	0.10 (0.08)	7.5	0.015			
	Sureau noir	0.10 (0.09)	1.3	0.269			
aout	Mûre	0.22 (0.07)	21.4	<0.001	0.507	10.8	<0.001
	Sureau noir	0.04 (0.08)	0.2	0.668			
septembre	Mûre	0.09 (0.05)	4.7	0.044	0.128	2.4	0.121
	Sureau noir	-0.02 (0.08)	0.0	0.838			
octobre	Mûre	0.05 (0.03)	2.0	0.172	0.051	2.0	0.172
novembre	Mûre	0.19 (0.06)	9.9	0.006	0.319	9.9	0.006
décembre	Mûre	0.32 (0.08)	14.5	0.001	0.415	14.5	0.001

Tableau 4. Indicateurs d'ajustement des simulations effectuées avec le modèle "référence" : RMSE : erreur quadratique moyenne ; MAE : erreur moyenne absolue ; Rsquared : Coefficient de détermination.

	RMSE	Rsquared	MAE
mai	0.420	0.218	0.287
juin	0.763	0.481	0.621
juillet	0.955	0.337	0.756
aout	0.828	0.488	0.653
septembre	0.637	0.123	0.548
octobre	0.601	0.189	0.518
novembre	0.675	0.634	0.580
décembre	1.409	0.328	1.129

Tableau 5. Indicateurs d'ajustement des simulations effectuées avec le modèle "comp_fonct_théoriques" : RMSE : erreur quadratique moyenne ; MAE : erreur moyenne absolue ; Rsquared : Coefficient de détermination.

	RMSE	Rsquared	MAE
mai	0.479	0.010	0.385
juin	0.976	0.164	0.688
juillet	1.159	0.130	0.891
aout	0.943	0.349	0.712
septembre	0.673	0.059	0.562
octobre	0.689	0.002	0.606
novembre	1.006	0.202	0.890
décembre	1.370	0.366	1.253

Tableau 6. Indicateurs d'ajustement des simulations effectuées avec le modèle "comp_fonct_émergences" : RMSE : erreur quadratique moyenne ; MAE : erreur moyenne absolue ; Rsquared : Coefficient de détermination.

	RMSE	Rsquared	MAE
mai	0.479	0.009	0.388
juin	0.970	0.173	0.680
juillet	1.153	0.139	0.890
aout	0.929	0.368	0.715
septembre	0.680	0.048	0.570
octobre	0.692	0.000	0.610
novembre	0.998	0.213	0.885
décembre	1.389	0.348	1.262

Tableau 7. Indicateurs d'ajustement des simulations effectuées avec le modèle "comp_fonct_dynamiques" : RMSE : erreur quadratique moyenne ; MAE : erreur moyenne absolue ; Rsquared : Coefficient de détermination.

	RMSE	Rsquared	MAE
mai	0.479	0.009	0.388
juin	0.971	0.172	0.681
juillet	1.148	0.142	0.887
aout	0.919	0.380	0.715
septembre	0.681	0.046	0.571
octobre	0.690	0.001	0.608
novembre	0.993	0.221	0.881
décembre	1.409	0.331	1.274

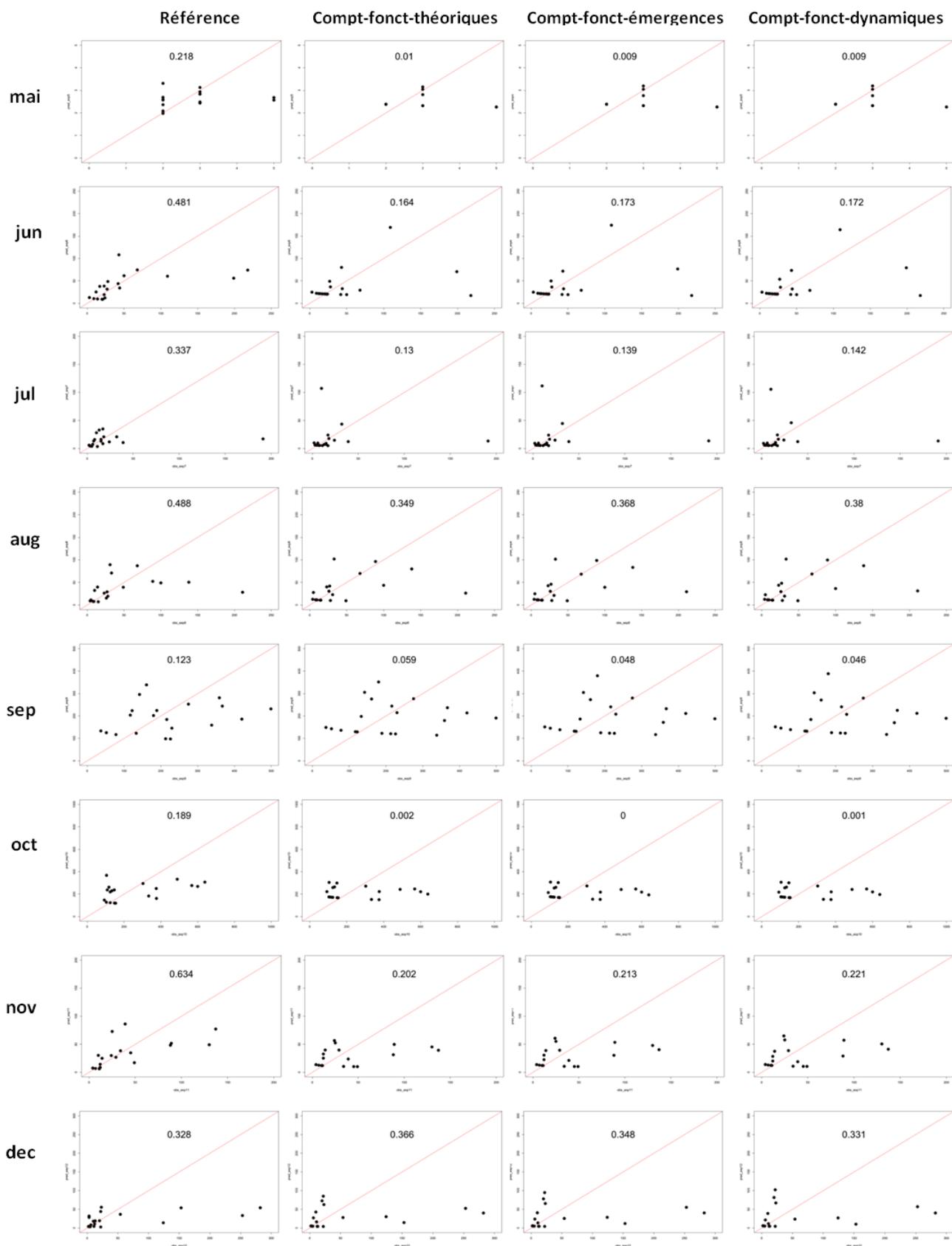


Figure 1. Représentations graphiques des valeurs prédites (ordonnées) *versus* les valeurs observées (abscisses) issues des analyses des capacités prédictives par validation croisée pour chaque modèle testé (en colonne) et pour chaque mois (en ligne). La valeur représentée dans chaque graphique correspond au coefficient de détermination de l'analyse.

DISCUSSION GENERALE

I. BILAN DES CONNAISSANCES PRODUITES DANS CE TRAVAIL

Durant les expérimentations menées, nous avons obtenu différents résultats que l'on peut synthétiser dans la Figure 28.

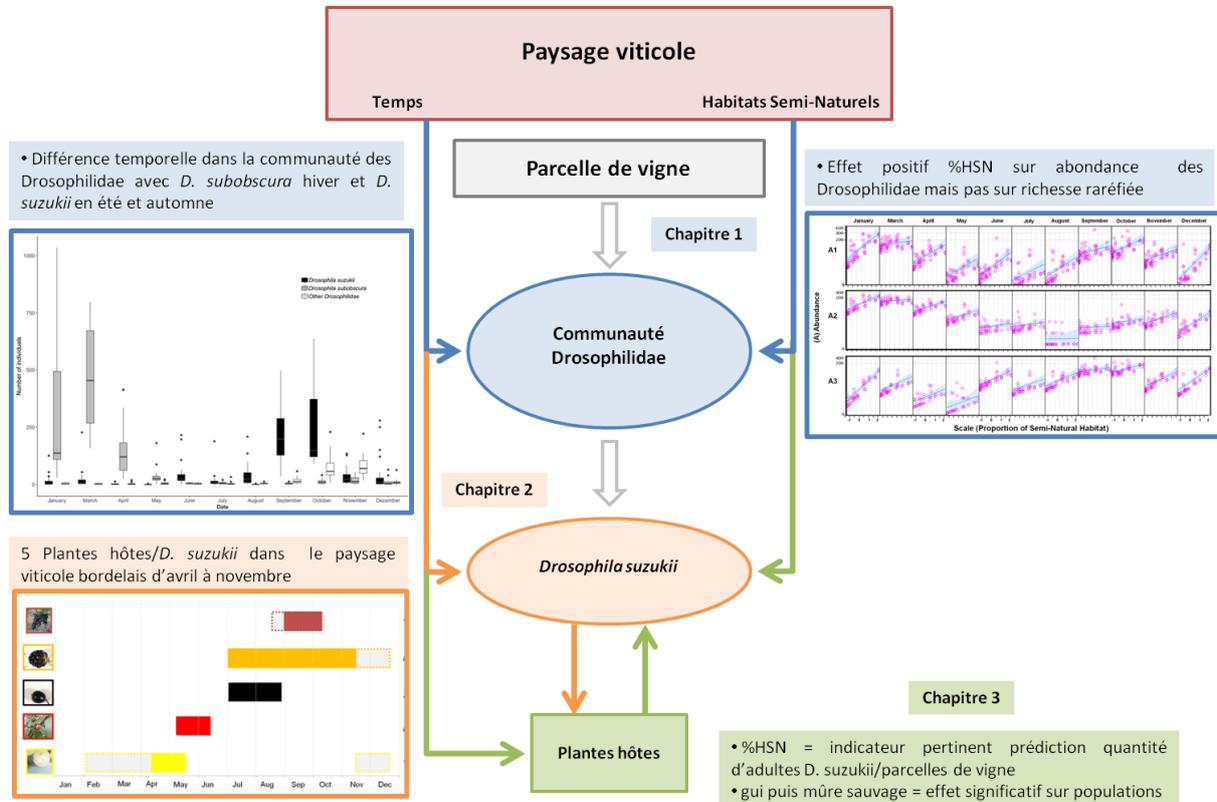


Figure 28 : Synthèse des résultats obtenus durant la thèse.

Nous avons montré que la communauté de Drosophilidae capturée dans les parcelles de vigne durant toute une année se compose de 17 espèces différentes. Parmi elles, on trouve des espèces en très faible abondance (*Drosophila tristis*, *Drosophila busckii*, *Chymomyea ameona*...) mais aussi deux espèces dominantes (*Drosophila subobscura* et *Drosophila suzukii* par ordre d'importance). La temporalité de présence de ces deux espèces est classique avec *D. subobscura* présente essentiellement en hiver, alors que *D. suzukii* est, au contraire, principalement observée en été et en automne. On observe donc des espèces de la guildes des frugivores mais aussi de celle des fongivores, détritivores, bactériovores, prédateurs et celle se nourrissant de sève. Le paysage, par l'intermédiaire du proxy % d'habitats semi-naturels (HSN), montre un effet sur l'abondance de la communauté et sur celle des deux espèces dominantes. On ne note pas d'effet du paysage sur la composition de la communauté car celle-ci est contrainte par les deux espèces dominantes.

Concernant *D. suzukii*, en prospectant l'environnement et les bordures des parcelles de vigne, nous avons pu établir la chronologie de l'apparition des plantes hôtes de l'espèce tout au long de l'année. Ainsi nous avons établi que l'infestation des fruits se produit d'avril à novembre sur successivement cinq plantes hôtes : le gui, le cerisier, le sureau noir, la mûre sauvage et enfin le raisin. D'autres plantes hôtes reconnues comme telles dans la littérature (la morelle noire, le prunellier, l'églatier ou l'arum tacheté) ont été prélevées mais n'ont pas permis d'émergences. L'arum tacheté a montré

néanmoins des pontes mais n'a pas permis les émergences. Cette plante pourrait servir de plante piège pour la ponte dans le cadre de la lutte contre *D. suzukii*.

A partir de ces données, et des suivis dynamiques effectués, nous avons cherché à comprendre les effets du contexte paysager sur les dynamiques de populations de *D. suzukii*. Nous avons montré que la quantité d'HSN était un élément important favorisant la présence et les abondances de l'insecte. Ensuite, sur la base de ces données, nous avons cherché à évaluer la qualité prédictive d'un indicateur paysager intégrant les plantes hôtes alternatives de l'insecte pour prédire les niveaux de populations d'adultes dans les parcelles de vigne. Un tel type d'indicateur permettrait, en théorie, de définir des zones à risque et donc de localiser au mieux les monitorings de la population. L'indicateur fonctionnel créé n'a pas de meilleure qualité prédictive, ceci quelque soit le modèle, utilisant des données de la littérature ou celles des suivis *in situ*. Nos analyses font néanmoins ressortir un rôle significatif de la présence du gui au printemps et de la mûre sauvage en été et en automne sur les niveaux de captures d'adultes de *D. suzukii*. L'indicateur de composition classique, % d'HSN, ressort donc comme un proxy paysager plus prédictif qui présente également l'avantage d'être plus simple à calculer.

I 1. Communauté des Drosophilidae au vignoble

Malgré le fait que la vigne soit une culture très anthropisée, les paysages viticoles du bordelais, avec 17 espèces répertoriées, hébergent une diversité importante d'espèces de drosophiles. Cette diversité est supérieure à celle du vignoble Suisse avec 13 espèces (Tiefenbrunner and Tiefenbrunner, 2017). Elle est proche des 19 espèces retrouvées dans les jardins et vergers anglais (Shorrocks, 1977). Les espèces que nous avons répertoriées sont voisines de celle observées en France dans les habitats naturels ou en périphérie de cultures de fruits (Kremmer et al., 2017a). Il ressort que la communauté de Drosophilidae dans notre vignoble d'étude est très diverse, variable en fonction du temps et montre un effet positif du paysage sur l'abondance de celle-ci (Fig. 29).

I 1 a. L'effet des ressources intra et extra-parcellaires sur cette communauté

La plante cultivée, *Vitis vinifera*, ne permet pas d'expliquer à elle seule la diversité des régimes alimentaires des Drosophilidae référencés (fleurs, fruits, champignons...) dans nos parcelles. D'autres éléments que la plante cultivée peuvent expliquer la présence des espèces que nous avons enregistrées. Cette communauté est liée à la caractéristique de l'agrosystème viticole. Elle est composée de différentes guildes de drosophiles que l'on trouve en fonction de ressources présentes dans les parcelles et/ou de ressources présentes autour :

i) ressources intra-parcellaires :

La levure fermentaire *Saccharomyces cerevisiae* que l'on retrouve sur les baies de raisin est suffisante pour attirer les mouches des fruits (Becher et al., 2012). Elle pourrait expliquer l'attraction dans les parcelles de vigne d'un cortège de drosophiles à partir du stade de la maturité du raisin où la levure se développe sur le sucre issu du jus des baies, produisant alors la fermentation alcoolique (Renouf et al., 2005). Celle-ci n'est présente qu'à partir de septembre (Barata et al., 2012b) mais elle est retrouvée post-récolte sur les résidus de raisin laissés sur la parcelle jusqu'après la taille hivernale (Sipiczki, 2016).

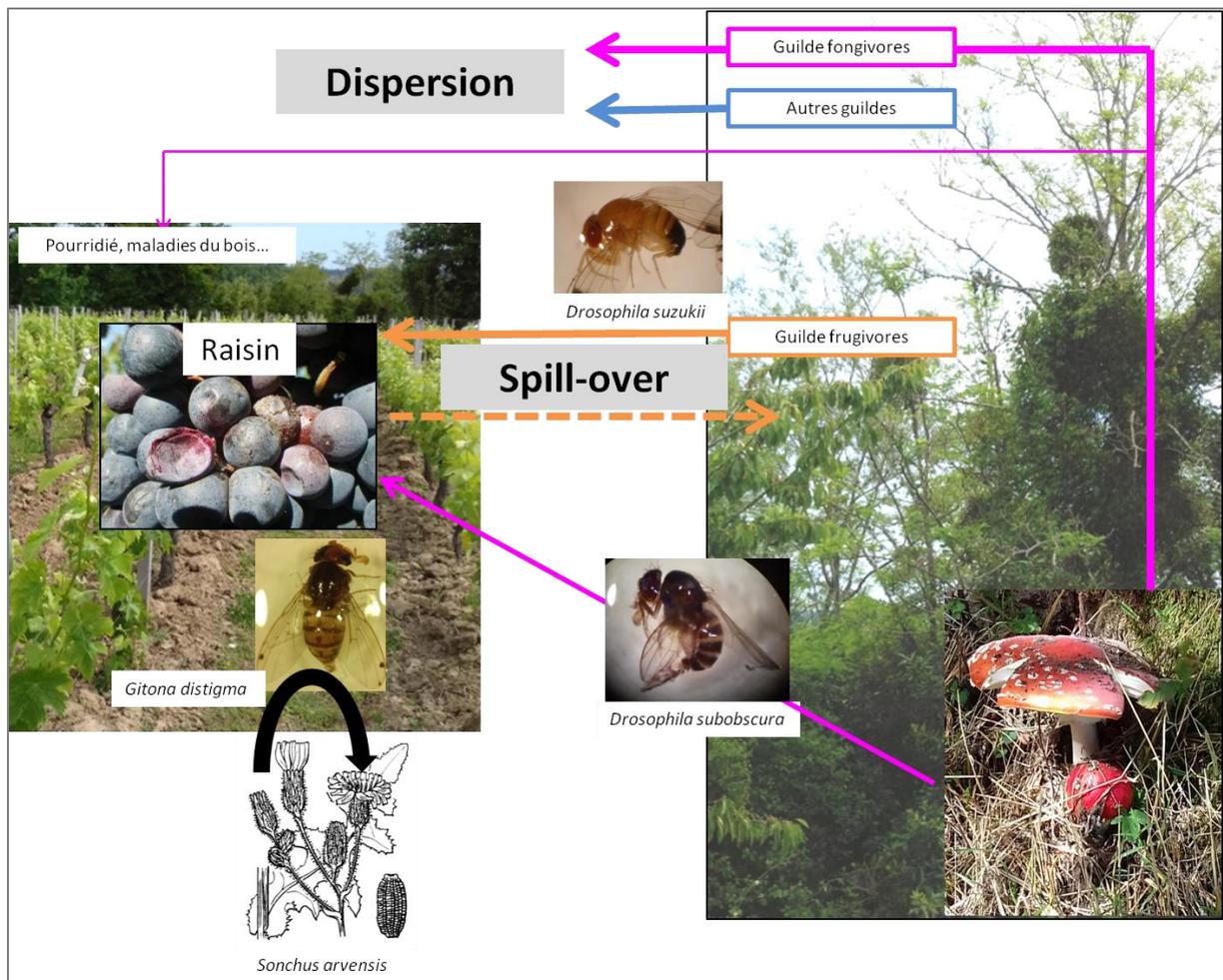


Figure 29. Mécanismes mis en jeu sur la communauté de Drosophilidae dans le paysage viticole, avec focus sur les différentes guildes qui la compose (crédit : telobotanica.org & Lionel DELBAC, INRAE).

Pour la communauté des drosophiles frugivores, la présence des espèces *Drosophila simulans*, *Drosophila melanogaster*, *D. subobscura* et *D. suzukii* en automne s'explique bien par leur alimentation sur le raisin (Baechli et al., 2004; Capy et al., 1987; Delbac et al., 2017, 2020a; Ioriatti et al., 2015, 2018; Rouzes et al., 2012). *Drosophila subobscura* reste toutefois très marginale sur le raisin. Les suivis d'infestation des grappes effectués durant notre travail confirment ces études. C'est pendant cette période que nous observons une forte augmentation de l'abondance des populations de ces drosophiles dans nos parcelles. Nous savons que dans cette guildes, chaque espèce est spécialisée sur différentes parties du processus de décomposition des fruits et que le modèle de colonisation des fruits est différent selon les espèces (Nunney, 1990). La première espèce de drosophile colonisatrice est celle qui a la plus faible tolérance à l'alcool (Nunney, 1996), c'est le cas de *D. suzukii*, dont la tolérance à l'alcool est très faible pour les larves et les adultes. Cette espèce évite les substrats fermentés contenant des niveaux toxiques d'éthanol (Sampson et al., 2016). La niche écologique de *D. suzukii* est donc celle des fruits sains où l'abondance des autres drosophiles est nulle ou faible. A l'opposé, *D. simulans* et *D. melanogaster* présentent des tolérances à l'alcool supérieures (Capy et al., 1987; Gilchrist et al., 2001). Nos suivis d'émergences sur le raisin confirment ces études antérieures avec une précocité d'apparition des adultes de *D. suzukii* sur les baies (Delbac et al., 2020a).

L'écologie de *Gitona distigma* est un cas particulier. Les niveaux de capture de cette drosophile s'expliquent par la présence très fréquente dans le vignoble de la région de Saint-Emilion de *Sonchus arvensis* (Asteracea). Cette adventive est attaquée par des larves de Tephritidae dont la drosophile se nourrit au stade larvaire, alors qu'au stade adulte, celle-ci sera floricole sur les fleurs de cette plante (Baechli et al., 2004; Withers and Allemand, 2012).

Les champignons qui servent de ressources alimentaires aux drosophiles mycophages sont regroupés dans la classe des Basidiomycota (Shorrocks and Charlesworth, 1980). Quelques Basidiomycota peuvent être observés sur les ceps de vigne. On détecte ainsi les champignons *Stereum hirsutum* et *Phellinus punctatus* sur le tronc, mais seulement au cours du dernier stade de développement des maladies du bois de la vigne (Larignon and Dubos, 1997). L'importance de ces deux champignons n'est pas à minimiser car le taux d'attaque des maladies du bois de la vigne sont assez élevés dans le vignoble bordelais (Lecomte et al., 2018). On retrouve aussi le champignon *Armillaria mellea s.str.* responsable du pourridié sur les racines de la vigne formant des carpophores, *i.e.* fructifications aériennes en automne (Guillaumin et al., 1982). Les attaques de ce champignon sont très localisées, observées historiquement dans le secteur de notre étude (Dubos, 1999), bien que non diagnostiquées sur notre réseau.

ii) ressources extra-parcellaires :

Les Basidiomycota dont se nourrissent les drosophiles mycophages vont se retrouver principalement dans les forêts (Shorrocks and Charlesworth, 1980). Dans les forêts de la façade atlantique dominées par *Quercus robur* comme dans notre secteur d'étude, ce sont principalement les espèces *Laccaria spp*, *Stereum hirsutum*, *Armillaria mellea* et *Cortinarius flexipes* qui sont les plus communes (O'Hanlon and Harrington, 2012). D'autres espèces du genre *Armillaria* sont présentes dans notre région, dont *Armillaria ostoyae*, un grave parasite de *Pinus pinaster* (Guillaumin et al., 1993), un conifère dominant dans les paysages bordelais mais plus au sud de notre réseau d'étude. Ces ressources fongiques sont saisonnières et limitées dans le temps, généralement de l'été à l'automne (Worthen and McGuire, 1990). La dynamique spatiale et temporelle des celles-ci peut avoir des effets directs et indirects importants sur la structure des communautés de mouches mycophages (Worthen and McGuire, 1990). A défaut de ces ressources, on peut supposer que les mouches mycophages se dispersent et que les captures de ces espèces en saison s'expliquent par une phase de migration en début d'année ou à la fin de l'hiver à la recherche de nourriture lorsqu'elles traversent les parcelles de vigne.

Le comportement des autres espèces de drosophiles, notamment les frugivores, change après la période de récolte du raisin, c'est-à-dire à la fin de l'automne. Les comportements de déplacement et de recherche de sites ne seraient alors pas d'ordre alimentaire mais liés à la recherche d'un site physique favorable à l'hivernation. C'est notamment le cas de *D. suzukii* (Kaçar et al., 2016). Sur notre réseau, dès novembre, on constate que l'abondance de l'insecte diminue, ce qui peut être assimilé au déplacement de cette drosophile des parcelles de vignes vers les zones adaptées à son hivernation. On observe alors ces formes hivernales par piégeage dans les habitats naturels (Rossi-Stacconi et al., 2016). Par la suite, au printemps, l'abondance de l'insecte s'expliquerait par le développement de *D. suzukii* sur les différentes espèces végétales produisant des fruits et qui se trouvent à proximité des parcelles de vigne. Nos suivis qui ont montré des infestations de fruits à proximité des parcelles de vigne tout au long de la saison de mars à novembre, plaident pour cette explication.

I 1 b. L'effet du paysage sur cette communauté

Nos résultats montrent clairement que l'abondance des mouches des fruits retrouvées dans le vignoble est influencée par le contexte paysager. Les zones agricoles à dominante viticole sont des paysages particuliers, en ce sens que la vigne est généralement largement cultivée en monoculture. Ce type de culture est donc assez peu diversifié en terme de ressources et fait des habitats environnants (forêts, prairies, haies) un élément clé pour le cycle biologique et la dynamique des populations de drosophiles que nous observons dans notre étude. Ces résultats sont en accord avec des travaux similaires sur d'autres modèles biologiques présents en culture de vigne (Grab et al., 2019; Guyot et al., 2017; Katayama et al., 2019; Nascimbene et al., 2016; Pithon et al., 2016; Rosas-Ramos et al., 2018; Rusch et al., 2016a). Le rôle clé des habitats environnants des parcelles a aussi été démontré récemment pour *D. suzukii* (Haro-Barchin et al., 2018; Santoiemma et al., 2018).

Sous climat tropical, il a été montré un effet de bordure plus ou moins marqué pour certaines espèces de drosophiles, comme les espèces invasives, qui sont observées dans la région marginale, contrairement aux espèces natives comme *D. immigrans*, qui vivent davantage à l'intérieur des habitats naturels (Penariol and Madi-Ravazzi, 2013). Ces résultats sont également confirmés dans le vignoble alpin de la Suisse (Tiefenbrunner and Tiefenbrunner, 2017). On peut donc supposer que plus les zones d'habitat naturel sont proches de nos parcelles, plus nous sommes en mesure de capturer les mouvements de dispersion de certaines espèces, dont les espèces invasives, à la recherche d'autres sources de nourriture et les abondances sont donc plus élevées. Nous avons déjà pu le démontrer pour *D. suzukii* dans le vignoble (Delbac et al., 2018b) ; on peut supposer qu'il en va de même pour l'ensemble de la communauté des drosophiles du vignoble.

L'effet du paysage est certainement lié d'une part à l'importance de ces zones de bordures pour les flux des insectes entre le milieu naturel et la parcelle cultivée. Ces zones de bordures augmentent la mobilité des animaux, soit en améliorant la complémentarité (Ethier and Fahrig, 2011), soit en améliorant la connectivité (Taylor et al., 1993). D'autre part, le lien entre la présence des ressources et les niveaux de populations sont forts dans notre étude. On peut assimiler ce phénomène à un effet spill-over (Tscharrntke et al., 2005b). En effet, ce processus dans les paysages agricoles est souvent déclenché par la disponibilité des ressources dans les habitats cultivés et non cultivés (Gladbach et al., 2011). On peut supposer que cet effet spill-over est réciproque, avec en premier une colonisation des parcelles cultivées depuis les habitats semi-naturels en début de saison puis une recolonisation de ceux-ci depuis la vigne en fin de saison (Rand et al., 2006). Au final, la complémentarité du paysage nous semble être le processus écologique explicatif par la capacité du paysage à fournir les différentes ressources non substituables dans les différents habitats qui le composent (Dunning et al., 1992).

I 2. Dynamique temporelle de *Drosophila suzukii* sur les différentes espèces hôtes du paysage viticole

Nous avons proposé un schéma de la chronologie des espèces végétales hôtes pour le développement de cet insecte dans notre zone géographique (Fig. 1 Chap. 2). Notre étude visait à analyser la dynamique de la population de *D. suzukii* tout au long de l'année sur des ressources successives, afin de mieux caractériser sa gamme d'hôtes dans les paysages viticoles du sud-ouest de la France. Nos résultats ont démontré qu'au moins cinq espèces végétales peuvent servir de plante hôte à cet insecte dans les paysages viticoles. Nos analyses longitudinales pendant 18 mois de

phénologie végétale et d'émergence d'adultes permettent de construire un scénario de continuité des ressources sur le cycle de vie de l'insecte dans ces paysages (Fig. 30).

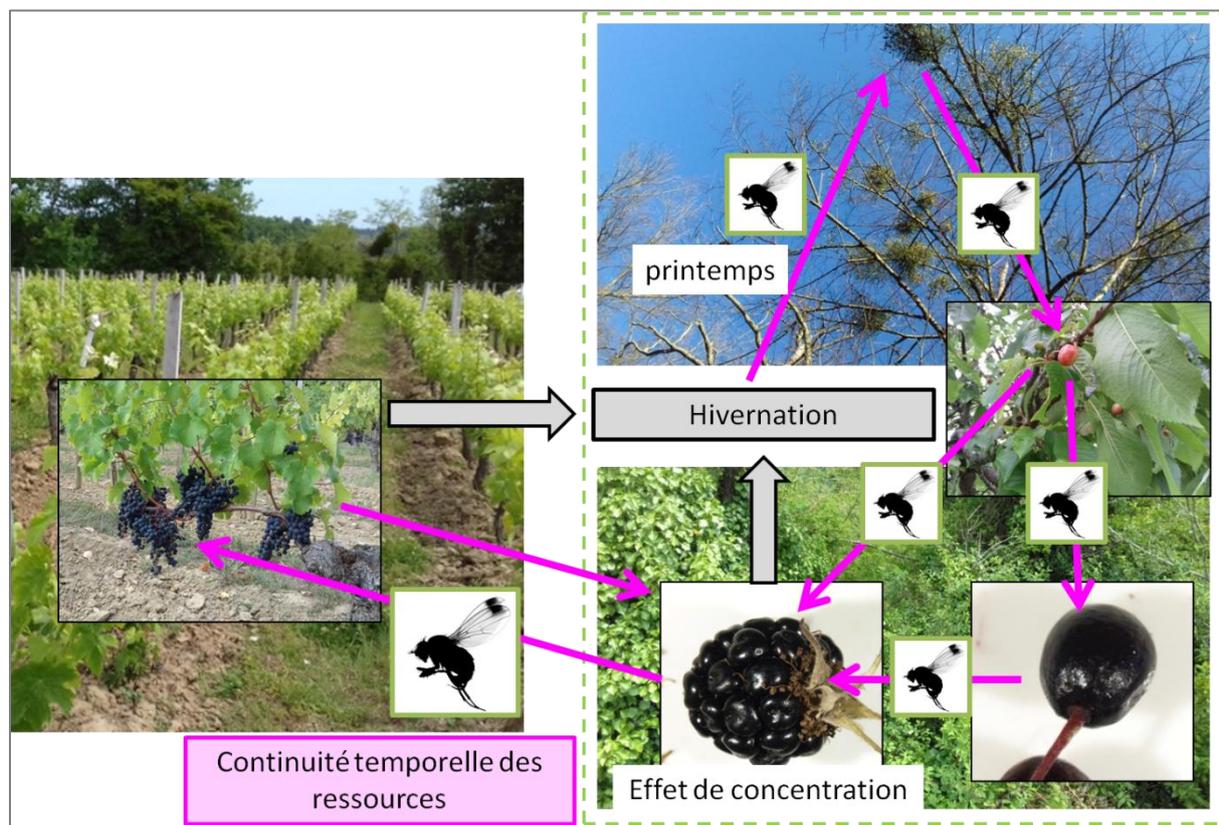


Figure 30. Principe de la continuité temporelle des ressources pour *Drosophila suzukii* dans le paysage viticole de Bordeaux (crédit : Lionel DELBAC & Sylvie Richart-Cervera, INRAE).

Dans l'exploitation des ressources alimentaires concomitantes et successives, divers mécanismes sont mis en jeu tels la période d'apparition des ressources (van Asch & Visser 2007), leur concentration dans l'environnement (Root, 1973; Sholes, 2008), la qualité des ressources en terme de gain de forme, ou fitness, pour l'insecte qui la consomme (Bell, 1990; Scriber, 1981) et enfin l'état physiologique de l'insecte pour y pondre (Bernays, 2003). Le cycle phénologique d'un insecte dépend donc de l'organisme cible et de son environnement, au sens de l'interaction entre la disponibilité temporelle des ressources et le contexte paysager. Dans notre étude, cet environnement a joué un rôle important. Le lien entre la phénologie de *D. suzukii* et la proportion d'HSN que nous mettons en évidence ici dans ce travail a déjà été observé (Pelton et al., 2017). Le rôle du genre *Rubus* est crucial pour l'activité saisonnière de l'insecte (Klick et al., 2016) et nous savons que certaines zones de couverture végétale de mûres créent un environnement très favorable à son développement (Diepenbrock and Burrack, 2017). Nous avons montré dans notre étude que la période de réceptivité de *R. fruticosus* peut être très intéressante pour *D. suzukii* car elle s'étend sur 4,5 mois, et il existe plusieurs exemples de ravageurs polyphages dont la plante hôte préférée est très abondante en surface ou a une longue période d'apparition (par exemple le maïs pour *Ostrinia nubilalis*, le raisin pour *Lobesia botrana*). Cette espèce représente, autour de nos parcelles de vigne, la plus grande proportion de plantes hôtes sauvages et elle pourrait servir d'hôte relais avant de coloniser le raisin. Dans notre étude, la vigne est donc l'un de ces derniers hôtes en saison et l'un des plus courants rien que pour la région bordelaise. Même si la vigne représente la principale culture hôte de notre

paysage, la population de *D. suzukii* doit se développer par le biais de divers hôtes réceptifs proches pour favoriser l'infestation du raisin. Ce scénario optimal de ressources dans le paysage correspond à la continuité temporelle des ressources, permettant ainsi de maintenir les niveaux de populations élevés du ravageur tout en évitant les goulots d'étranglement ou les interruptions de ressources alimentaires (Schellhorn et al., 2015). Nos résultats confirment la grande diversité des hôtes de *D. suzukii* dans les paysages agricoles et le rôle important joué par la végétation environnante de la vigne comme réservoir ou éventuellement comme hot-spot d'infestation.

I 3. La proportion d'habitats semi-naturels, un indicateur pertinent pour prédire les niveaux de populations d'adultes de *Drosophila suzukii*.

Précédemment dans la partie méthodologie, nous avons signalé la corrélation entre le %HSN et les autres variables paysagères, notamment celles relatives aux plantes hôtes ressources. Les insectes polyphages et mobiles comme *D. suzukii* se développent bien dans les habitats complexes car ils y trouvent des ressources alimentaires substituables qui leur permettent de passer de plantes hôtes en plantes hôtes dans ces mêmes habitats au cours du temps. Les déficits de ressources sont ainsi limités et les individus peuvent s'alimenter en continu (Spiesman et al., 2020). Les individus bénéficient ainsi d'une complémentarité temporaire des ressources, ce qui n'existe pas dans les zones sans HSN. *Drosophila suzukii* peut également trouver dans cet HSN près des parcelles de vigne des ressources non substituables pour son cycle de vie (Dunning et al., 1992). Ainsi on sait que l'insecte se disperse rapidement des parcelles cultivées vers l'HSN pour chercher un abri aux traitements pesticides ou pour se protéger des conditions climatiques (Tait et al., 2020). Ces zones d'HSN sont aussi le lieu de présence importante de mûre sauvage dans la zone viticole de Bordeaux. Cette plante, présente longtemps en fructification (Delbac et al., 2020a) et qui assure en plus des conditions climatiques favorables pour l'insecte (Diepenbrock and Burrack, 2017), peut permettre à la population de croître en bordure des parcelles de vigne (Weißinger et al., 2019). Cette plante hôte peut alors servir de source pour alimenter par la suite en individus la parcelle de vigne par dispersion, selon le principe de source-puits (Dunning et al., 1992) (Fig. 31).

Les résultats obtenus sont cohérents avec ceux de la littérature. Ainsi la quantité d'HSN est connu pour être un bon prédicteur de la structure génétique et du niveau d'individus des populations (Jackson and Fahrig, 2016), mais aussi de la biodiversité (Billeter et al., 2008). C'est un très bon indicateur de la complexité du paysage (Billeter et al., 2008), qui présente l'avantage d'être plus simple et facile à calculer que les autres indices (Jackson and Fahrig, 2016). On peut alors envisager la cartographie d'un territoire et la définition de zones à risque un peu comme ce qui est fait parfois à échelle très large (Muthukrishnan et al., 2019). Ainsi une cartographie à échelle plus locale peut permettre d'identifier pour une appellation viticole les zones à surveiller.

Nos travaux pourraient permettre la mise au point d'un indicateur (Fig. 31), de type "indicateur de gestion", qui guide la mise en œuvre de pratiques de gestion sanitaire pour les cultures (Fermaud et al., 2016). Un tel indice peut être incorporé dans un système d'aide à la décision (Car et al., 2012; Orellana et al., 2011). Ce type d'indicateur est nécessaire pour informer les producteurs sur le niveau d'une population de ravageurs, le risque ou la gravité potentielle d'une maladie (Carisse et al., 2009; Rossi et al., 2014; Wearing, 1997). Mais pour l'heure, ce type d'approche a été surtout développé sur les pathogènes (Carisse et al., 2009), et aucun indice de pilotage de l'implantation du dispositif de monitoring de populations de ravageurs n'a été développé pour la vigne.

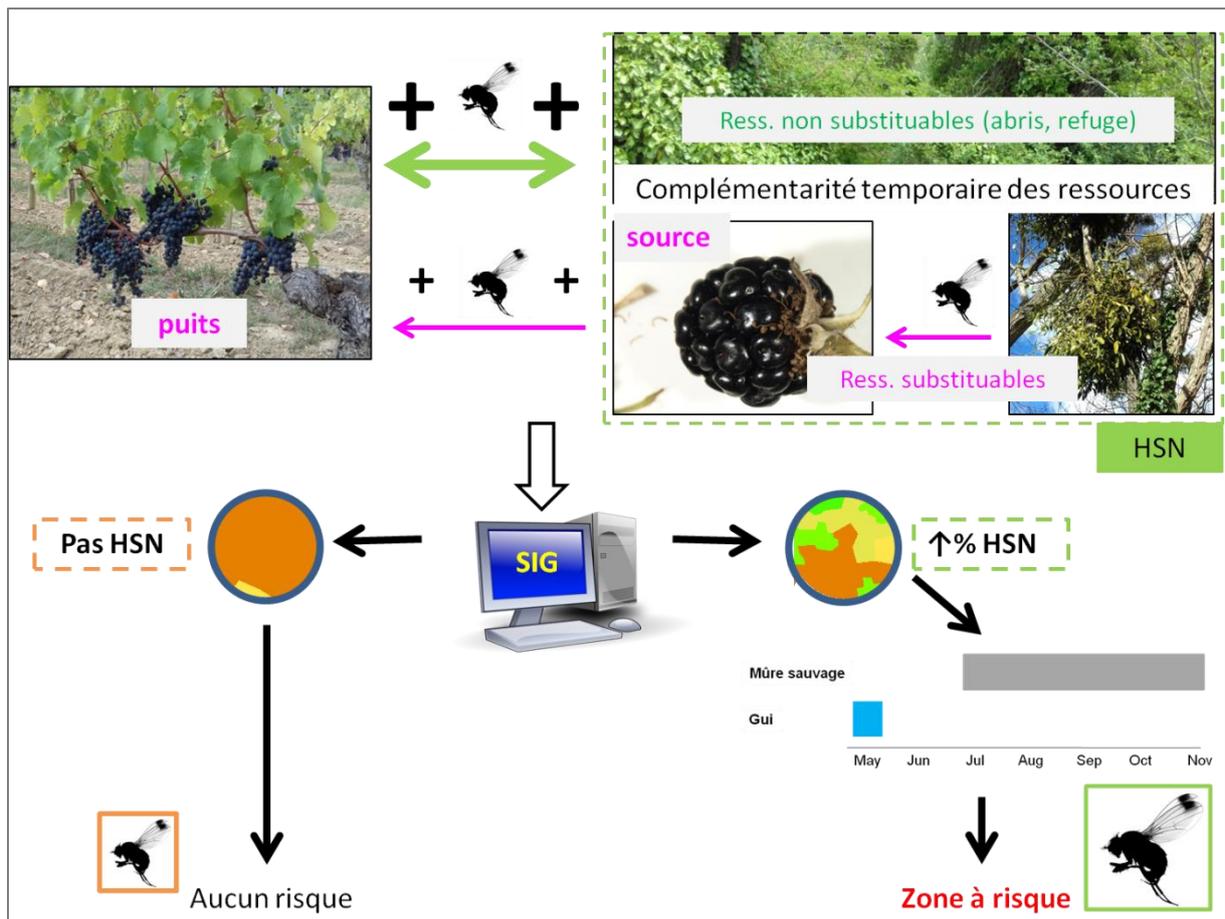


Figure 31. Schéma des mécanismes mis en jeu entre les différents types de ressources sur les populations de *Drosophila suzukii* entre les parcelles de vigne et les habitats semi-naturels (HSN), et application pratique pour les praticiens. SIG : Système d'Information Géographique (crédit : Lionel DELBAC & Sylvie Richart-Cervera, INRAE).

II. LIMITES DU TRAVAIL REALISE

Notre travail peut faire l'objet de quelques limites. Notamment, nos données ne sont relatives qu'aux adultes, ce qui ne peut être extrapolé directement aux infestations sur fruits et donc au risque sanitaire de *D. suzukii*. En effet, les données obtenues par piégeage ne sont pas toujours similaires à celles sur les infestations de fruits par *D. suzukii*. Ainsi, pour la vigne, les suivis de piégeage avec parfois des captures significatives dans les parcelles n'ont pas donné lieu à des infestations sur les grappes (Justrich, 2013; Weißinger et al., 2019). Il n'a pas été observé de lien captures/dégâts comme cela peut être observé sur d'autres cultures (Hamby et al., 2014). Néanmoins, même si cette relation n'est pas établie, l'absence de capture est bien liée à une absence d'infestation sur myrtilles (Rodriguez-Saona et al., 2020). Il semble évident que la réceptivité des fruits joue beaucoup sur les infestations. On sait que les infestations de fruits en général varient largement dans le temps et l'espace, et selon les années (Iacovone et al., 2015). Pour le raisin, nous avons obtenu dans la région de Bordeaux des niveaux d'infestations très variables selon les années (Delbac et al., 2018a), ce qui suppose un effet année marquée pour le risque sanitaire de *D. suzukii*. Au niveau œnologique, les caractéristiques morphologiques et chimiques des baies de raisin sont différentes d'une année sur l'autre (bordeauxraisins.fr). Avec ces paramètres biotiques couplés aux conditions climatiques on peut ainsi supposer que certains résultats soient différents entre ceux issus des observations des données de captures et de ceux relatifs aux infestations sur les baies de raisin.

III. PERSPECTIVES DU TRAVAIL

Suite aux résultats que nous avons obtenus, de nouvelles questions scientifiques sont soulevées. Certaines nécessitent une plus grande attention.

III 1. Quel est l'état physiologique des femelles capturées ?

Nous avons utilisé un seul type de piégeage dans notre étude, celui avec attractif. Mais lors de ces suivis, quelle est la nature des femelles capturées ? Ces captures correspondent-elles à la recherche alimentaire de l'adulte ("Foraging"), soit un changement d'hôte pour la ponte, ou bien à d'autres comportements de dispersion ? En effet, les dynamiques de captures entre différents types de piégeage peuvent refléter l'exploitation de différentes ressources par différents types d'individus (Jaffe and Guédot, 2019). Ainsi, il a été montré, lors d'une étude en culture de petits fruits rouges, que les ovaires des femelles de *D. suzukii* capturées dans les pièges attractifs n'étaient pas développés contrairement aux femelles présentes sur les fruits à proximité (Swoboda-Bhattarai et al., 2017). Le piégeage attractif de *D. suzukii* n'est pas représentatif à certaines dates, notamment lors de la récolte des petits fruits rouges (Cahenzli et al., 2018), soit un changement d'attraction des femelles qui préfèrent pondre. On peut supposer que si les femelles se font capturer à ce moment-là, ces captures correspondront à un comportement d'alimentation des femelles. Cela correspondrait alors à un processus de type "income-breeding", soit la nécessité pour l'adulte de s'alimenter avant de pondre pour finaliser le développement ovarien et la maturation des œufs (Bonnet et al., 1998). C'est notamment le cas de certaines mouches Tephritidae pour les sources carbonées (Carsten-Conner et al., 2010). A l'opposé, si l'alimentation larvaire est déterminante sur les caractéristiques reproductives de l'adulte sans nécessité d'alimentation des imagos, le processus correspond au type "capital-breeder" (Bonnet et al., 1998). Néanmoins ce processus ne repose pas uniquement sur l'alimentation ou non de l'espèce au stade adulte (Tammaru and Haukioja, 1996). De même, au sein d'une même famille d'insectes, il existe des degrés de niveau d'échelle de ce processus (Davis et al., 2016). Concernant les drosophiles, dans le cas de *D. melanogaster*, les sources de carbone utilisées pour la production des œufs ne sont pas issues que de l'alimentation larvaire, ce qui suppose un processus de type "income-breeder" (Min et al., 2006). Qu'en est-il pour *D. suzukii* et les autres espèces ?

Pour résoudre cette problématique, des dissections des femelles capturées peuvent être réalisées pour évaluer l'état de leurs ovaires. L'évolution ovarienne des femelles d'une population dans le temps est une approche d'étude classique dans les populations de drosophiles sauvages (Watabe and Beppu, 1977). Cette méthodologie a notamment été reprise pour l'appliquer sur *D. suzukii* (Grassi et al., 2018).

III 2. Le paysage viticole influence-t-il les caractéristiques des drosophiles capturées ?

Le paysage a un effet sur les niveaux d'abondance de la communauté des Drosophilidae. Celle-ci est essentiellement composée de deux espèces majoritaires, *D. subobscura* et *D. suzukii*. L'effet relatif sur chacune est très fort tout au long de la saison (Delbac et al., 2020b). Mais cet effet exerce-t-il une pression de sélection sur ces individus ? Les individus qui s'y développent ou se multiplient ont-ils une meilleure capacité à se déplacer ? La capacité de dispersion, notamment chez les papillons, est reliée à la taille des ailes (Stevens et al., 2013). L'environnement paysager peut avoir un effet sur la taille des individus (Drapela et al., 2011; Ng et al., 2018). Cet effet joue aussi sur la taille moyenne du corps

d'une communauté avec des espèces plus petites dans les paysage très intensifs (Simons et al., 2016).

La morphologie géométrique est un outil intéressant pour évaluer les variations morphologiques entre les organismes, notamment à micro-échelle (Alibert et al., 2001). Cette croissance peut être mesurée comme l'augmentation de la taille du corps, préférable à celle de la biomasse qui est variable selon la nourriture. Notamment cette mesure peut être appliquée à la taille des ailes de drosophiles dont les dimensions sont corrélées aux autres dimensions du corps (Gilchrist et al., 2001). La dimension des ailes est ainsi reconnue comme un indice de la taille du corps chez les drosophiles. Elle représente un modèle d'étude de la plasticité phénotypique (BitnerMathé and Klaczko, 1999). Des mesures morphométriques ont déjà été menées sur ces deux espèces mais pour répondre à d'autres questions scientifiques (Kari and Huey, 2000; Shearer et al., 2016). Par exemple, la température est un facteur qui affecte la morphométrie des ailes de *D. suzukii* et les capacités de vol de l'insecte (Fraitout et al., 2018). Nous avons montré précédemment (Chap. 1) que la température est variable entre les zones cultivées et les cultures. On peut ainsi supposer que le paysage affecte les conditions climatiques dans lesquelles les espèces se développent et *de facto* peut modifier la morphométrie des ailes des insectes ainsi que leurs capacités de dispersion.

III 3. Quel est l'évolution des autres invasions biologiques dans la communauté des *Drosophilidae* viticoles ?

Le nombre d'espèces invasives est en constante progression dans le monde (Simberloff et al 2013). En Europe, le risque est très présent avec le commerce des fruits qui est une filière d'entrée pour des organismes nuisibles exotiques (Suffert et al., 2018). Pour les drosophiles, en France depuis dix ans, lors des inspections phytosanitaires à l'importation, de nombreuses drosophiles invasives sont détectées et interceptées, essentiellement du genre *Zaprionus* depuis différentes régions du monde (Balmès and Mouttet, 2019). Récemment, la drosophile invasive *Zaprionus indianus* a été détectée en Europe dans le sud-est de la France en 2016 (Kremmer et al., 2017b) (Fig. 32).

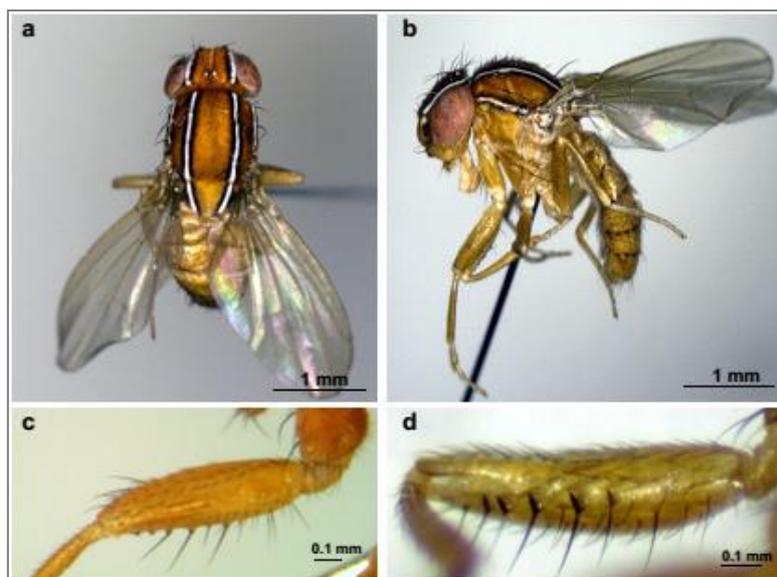


Figure 32. Photos d'un mâle de *Zaprionus indianus* : a) vue dorsale montrant les deux bandes blanches argentées allant des soies de la tête au scutellum ; et b) vue latérale du même spécimen ; c-d) image agrandie du pré-fémur avec les très longues soies/épines sombres avec une tache noire basale caractéristique de l'espèce (D'après (Kremmer et al., 2017b)).

Cette espèce représente un risque potentiel pour les cultures fruitières dont la vigne (Joshi et al., 2014), en particulier en raison de son interaction avec *D. suzukii* (Bernardi et al., 2017). En effet, cette espèce a été observée sur le raisin aux États-Unis (Timmeren and Isaacs, 2014).

La surveillance biologique du territoire est le moyen le plus adapté de suivre l'évolution spatiale de cette espèce invasive, et notamment de vérifier son apparition dans le vignoble de Bordeaux. Ce travail permet également de suivre l'évolution de la communauté des Drosophilidae dans le temps, particulièrement de vérifier l'effet année sur la composition de la communauté, effet qui peut provoquer de considérables variations sur la composition d'une communauté (Werner et al., 2020).

IV. CONCLUSIONS GENERALES

Au plan cognitif, cette thèse a permis de progresser sur les connaissances de *Drosophila suzukii*. Le travail présenté montre que le paysage, via sa composante du pourcentage d'habitats semi-naturels (HSN), structure fortement les populations des deux espèces dominantes de la communauté des drosophiles du vignoble, *Drosophila subobscura* et *D. suzukii*. Ces deux espèces montrent une ségrégation temporelle avec la première présente préférentiellement en hiver tandis que la seconde est présente durant la période de fructification de la vigne et jusqu'à la fin de l'automne. *Drosophila suzukii* réalise son cycle biologique d'avril à novembre sur les plantes hôtes alternatives présentent autour des parcelles de vigne de la région de Bordeaux, avant de coloniser le raisin par effet de débordement. Sur ces plantes hôtes, deux espèces végétales jouent un rôle fort sur les dynamiques de populations d'adultes de l'espèce, le gui et la mûre sauvage. Le gui permet d'éviter le goulot d'étranglement que représente la sortie d'hiver pour l'insecte en permettant aux femelles de pondre une descendance viable au printemps. La mûre sauvage permet d'assurer une continuité de présence de ressources de l'été à l'automne, servant ainsi de source pour l'insecte qui ira coloniser le puits que représente le raisin.

Pour les praticiens, techniciens et/ou viticulteurs, la prise en compte des "proxy" paysagers comme la proportion d'HSN autour des parcelles de vignes dans un rayon de 100 m permettra potentiellement de délimiter aisément les zones à risques épidémiques. Cette définition des zones prioritaires pourra incorporer la présence de gui et de mûre sauvage pour une meilleure anticipation du risque.

Des analyses et des études complémentaires doivent être menées notamment sur la nature des femelles de *D. suzukii* capturées dans les pièges avant toute recherche de validation du lien entre la présence des adultes et les infestations du raisin par l'insecte. Egalement, le rôle du paysage sur les paramètres morphologiques des individus et leur effet sur la dispersion de ces mêmes individus depuis les zones sources doit être approfondi. Néanmoins, il faut garder à l'esprit le risque d'autres invasions biologiques qui sont de plus en plus fréquentes. Il faudra maintenir une veille sanitaire pour contrôler de nouvelles introductions dans la communauté des drosophiles de l'agrosystème viticole et surveiller la stabilité de cette communauté dans le temps.

REFERENCES

- Ai, M., Min, S., Grosjean, Y., Leblanc, C., Bell, R., Benton, R., and Suh, G.S.B. (2010). Acid sensing by the *Drosophila* olfactory system. *Nature* 468, 691–695.
- Alibert, P., Moureau, B., Dommergues, J.-L., and David, B. (2001). Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zool. Scr.* 30, 299–311.
- Alonso Ugaglia, A., Cardebat, J.-M., and Jiao, L. (2019). The French Wine Industry. In *The Palgrave Handbook of Wine Industry Economics*, A. Alonso Ugaglia, J.-M. Cardebat, and A. Corsi, eds. (Cham: Springer International Publishing), pp. 17–46.
- Anonymous (2013). PM 7/115 (1) *Drosophila suzukii*. *Bull. OEPP/EPPO Bull.* 43, 417–424.
- Anonymous (2015a). RÈGLEMENT D'EXÉCUTION (UE) 2015/561 DE LA COMMISSION du 7 avril 2015 portant modalités d'application du règlement (UE) n°1308/2013 du Parlement européen et du Conseil en ce qui concerne le régime d'autorisations de plantations de vigne.
- Anonymous (2015b). Note nationale Bulletin de Santé du Végétal – *Drosophila suzukii* au vignoble.
- Anonymous (2019). Conseil spécialisé “vin” de FranceAgrimer du 17 octobre 2018.
- Antonacci, R., Tritto, P., Cappucci, U., Fanti, L., Piacentini, L., and Berloco, M. (2017). *Drosophilidae* monitoring in Apulia (Italy) reveals *Drosophila suzukii* as one of the four most abundant species. *Bull. Insectology* 70, 139–146.
- Argod-Dutard, F., Charvet, P., and Lavaud, S. (2007). *Voyage au pays du vin. Histoire, anthologie, dictionnaire* (Paris: Robert Laffont).
- Arim, M., Abades, S.R., Neill, P.E., Lima, M., and Marquet, P.A. (2006). Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 374–378.
- Arnfield, A.J. (2003). Two decades of urban climate research: a review of turbulence, exchanges of energy and water, and the urban heat island. *Int. J. Climatol.* 23, 1–26.
- Arno, J., Sola, M., Riudavets, J., and Gabarra, R. (2016). Population dynamics, non-crop hosts, and fruit susceptibility of *Drosophila suzukii* in Northeast Spain. *J. Pest Sci.* 89, 713–723.
- van Asch, M., and Visser, M.E. (2007). Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annu. Rev. Entomol.* 52, 37–55.
- Asplen, M.K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D.-S., Chu, D., Daane, K.M., Gibert, P., Gutierrez, A.P., Hoelmer, K.A., Hutchison, W.D., et al. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. *J. Pest Sci.* 88, 469–494.
- Atallah, J., Teixeira, L., Salazar, R., Zaragoza, G., and Kopp, A. (2014). The making of a pest: the evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281, 20132840.
- Atkinson, W.D., and Shorrocks, B. (1977). Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. *Oecologia* 29, 223–232.
- Attisano, A., and Kilner, R.M. (2015). Parental effects and flight behaviour in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*. *Anim. Behav.* 108, 91–100.
- Aubertot, J.-N., Barbier, J.M., Carpentier, A., Gril, J.J., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., and Voltz, M. (2005). Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux. Expertise collective INRA et Cemagref (France).
- Badouin, H., Velt, A., Gindraud, F., Flutre, T., Dumas, V., Vautrin, S., Marande, W., Corbi, J., Sallet, E., Ganofsky, J., et al. (2020). The wild grape genome sequence provides insights into the transition from dioecy to hermaphroditism during grape domestication. *Genome Biol.* 21, 223.
- Baechli, G., Vilela, C.R., Andersson, S., and Saura, A. (2004). The *Drosophilidae* (Diptera) of Fennoscandia and Denmark (Leiden: Brill).
- Baguette, M., and Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landsc. Ecol.* 22, 1117–1129.
- Baker, C.M. (2017). Target the Source: Optimal Spatiotemporal Resource Allocation for Invasive Species Control: Optimal invasive species control. *Conserv. Lett.* 10, 41–48.
- Baker, R., Baufeld, P., Grassi, A., Guitian Castrillon, J.M., Hauser, M., Hueppelsheuser, T., Knight, J., Reynaud, P., Peter, F., and Sunley, R. (2010). PEST RISK ANALYSIS FOR: *Drosophila suzukii* (European And Mediterranean Plant Protection Organization).
- Bal, H.K., Adams, C., and Grieshop, M. (2017). Evaluation of Off-season Potential Breeding Sources for Spotted Wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii* Matsumura) in Michigan. *J. Econ. Entomol.* 110, 2466–2470.
- Balmès, V., and Mouttet, R. (2019). The drosophilid risk on imports. *EPPO Bull.* 49, 122–126.
- Barata, A., Pais, A., Malfeito-Ferreira, M., and Loureiro, V. (2011a). Influence of sour rotten grapes on the chemical composition and quality of grape must and wine. *Eur. Food Res. Technol.* 233, 183–194.
- Barata, A., Campo, E., Malfeito-Ferreira, M., Loureiro, V., Cacho, J., and Ferreira, V. (2011b). Analytical and Sensorial Characterization of the Aroma of Wines Produced with Sour Rotten Grapes Using GC-O and GC-MS: Identification of Key Aroma Compounds. *J. Agric. Food Chem.* 59, 2543–2553.
- Barata, A., Santos, S.C., Malfeito-Ferreira, M., and Loureiro, V. (2012a). New Insights into the Ecological Interaction Between Grape Berry Microorganisms and *Drosophila* Flies During the Development of Sour Rot. *Microb. Ecol.* 64, 416–430.
- Barata, A., Malfeito-Ferreira, M., and Loureiro, V. (2012b). The microbial ecology of wine grape berries. *Int. J. Food Microbiol.* 153, 243–259.

- Barata, A., Malfeito-Ferreira, M., and Loureiro, V. (2012c). Changes in sour rotten grape berry microbiota during ripening and wine fermentation. *Int. J. Food Microbiol.* *154*, 152–161.
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E.W., Gravellier, B., Thiery, D., and Castagneyrol, B. (2017). Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *J. Appl. Ecol.* *54*, 500–508.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., et al. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* *486*, 52–58.
- Bates (2019). CRAN - Package lme4.
- Baudet, A., and Pringard, N. (2018). *Index Acta phytosanitaire 2018* (Paris: Acta Editions).
- Becher, P.G., Flick, G., Rozpędowska, E., Schmidt, A., Hagman, A., Lebreton, S., Larsson, M.C., Hansson, B.S., Piškur, J., Witzgall, P., et al. (2012). Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. *Funct. Ecol.* *26*, 822–828.
- Begon, M. (1978). Population densities in *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin. *Ecol. Entomol.* *3*, 1–12.
- Bell, W.J. (1990). Searching Behavior Patterns in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* *35*, 447–467.
- Bellamy, D.E., Sisterson, M.S., and Walse, S.S. (2013). Quantifying host potentials: indexing postharvest fresh fruits for spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *PLoS ONE* *8*, e61227.
- Benrey, B., and Denno, R.F. (1997). The Slow-Growth–High-Mortality Hypothesis: A Test Using the Cabbage Butterfly. *Ecology* *78*, 987–999.
- Bernardi, D., Andreatza, F., Botton, M., Baronio, C.A., and Nava, D.E. (2017). Susceptibility and Interactions of *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Damaging Strawberry. *Neotrop. Entomol.* *46*, 1–7.
- Bernays, E.A. (2003). Host seeking, for plants. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 529–532.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., et al. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *J. Appl. Ecol.* *45*, 141–150.
- Biondi, A., Guedes, R.N.C., Wan, F.-H., and Desneux, N. (2018). Ecology, Worldwide Spread, and Management of the Invasive South American Tomato Pinworm, *Tuta absoluta*: Past, Present, and Future. *Annu. Rev. Entomol.* *63*, 239–258.
- BitnerMathé, B.C., and Klaczko, L.B. (1999). Plasticity of *Drosophila melanogaster* wing morphology: effects of sex, temperature and density. *Genetica* *105*, 203–210.
- Boesing, A.L., Nichols, E., and Metzger, J.P. (2017). Effects of landscape structure on avian-mediated insect pest control services: a review. *Landsc. Ecol.* *32*, 931–944.
- Bois, B., Joly, D., Quéno, H., Pieri, P., Gaudillère, J.-P., Guyon, D., Saur, E., and Leeuwen, C. van (2018). Temperature-based zoning of the Bordeaux wine region. *OENO One* *52*, 291–306.
- Bombin, A., and Reed, L.K. (2016). The changing biodiversity of Alabama *Drosophila* : important impacts of seasonal variation, urbanization, and invasive species. *Ecol. Evol.* *6*, 7057–7069.
- Bonnet, X., Bradshaw, D., and Shine, R. (1998). Capital versus Income Breeding: An Ectothermic Perspective. *Oikos* *83*, 333.
- Bordenave, L. (2015). Historique de l'encépagement à Bordeaux. *Union Girondine Vins Bordx.* *1120*, 32–41.
- Botero-Garces, N., and Isaacs, R. (2004). Movement of the grape berry moth, *Endopiza viteana*: displacement distance and direction. *Physiol. Entomol.* *29*, 443–452.
- Bretman, A., Fricke, C., Westmancoat, J.D., and Chapman, T. (2015). Effect of competitive cues on reproductive morphology and behavioral plasticity in male fruitflies. *Behav. Ecol.* *27*, 452–461.
- Briem, F., Eben, A., Gross, J., and Vogt, H. (2016). An invader supported by a parasite: Mistletoe berries as a host for food and reproduction of Spotted Wing *Drosophila* in early spring. *J. Pest Sci.* *89*, 749–759.
- Briem, F., Dominic, A.R., Golla, B., Hoffmann, C., Englert, C., Herz, A., and Vogt, H. (2018). Explorative Data Analysis of *Drosophila suzukii* Trap Catches from a Seven-Year Monitoring Program in Southwest Germany. *Insects* *9*, 125.
- Bruggisser, O.T., Schmidt-Entling, M.H., and Bacher, S. (2010). Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. *Biol. Conserv.* *143*, 1521–1528.
- Burel, F., and Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications* (Paris: Lavoisier).
- Burrack, H.J., Smith, J.P., Pfeiffer, D.G., Koeher, G., and Laforest, J. (2012). Using volunteer-based networks to track *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) an invasive pest of fruit crops. *J. Integr. Pest Manag.* *3*, B1–B5.
- Burrack, H.J., Fernandez, G.E., Spivey, T., and Kraus, D.A. (2013). Variation in selection and utilization of host crops in the field and laboratory by *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae), an invasive frugivore. *Pest Manag. Sci.* *69*, 1173–1180.
- Buyantuyev, A., Xu, P., Wu, J., Piao, S., and Wang, D. (2012). A Space-For-Time (SFT) Substitution Approach to Studying Historical Phenological Changes in Urban Environment. *PLOS ONE* *7*, e51260.
- Cahenzli, F., Buhlmann, I., Daniel, C., and Fahrenttrapp, J. (2018). The distance between forests and crops affects the abundance of *Drosophila suzukii* during fruit ripening, but not during harvest. *Environ. Entomol.* *47*, 1274–1279.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Poupot, C., Dubourdieu, D., and Darriet, P. (2004). Effects of *Uncinula necator* on the yield and quality of grapes (*Vitis vinifera*) and wine. *Plant Pathol.* *53*, 434–445.

- Campo, E., Saenz-Navajas, M. p., Cacho, J., and Ferreira, V. (2012). Consumer rejection threshold of ethyl phenylacetate and phenylacetic acid, compounds responsible for the sweet-like off odour in wines made from sour rotten grapes. *Aust. J. Grape Wine Res.* *18*, 280–286.
- Capus, J., and Feytaud, J. (1910). Viticulture : sur une méthode de traitement contre la cochylis et l'eudémis. *Comptes Rendus Académie Sci. Extrait 23 mai 1910*, 2.
- Capy, P., David, J., Carton, Y., Pla, E., and Stockel, J. (1987). Grape breeding *Drosophila* communities in Southern France - short-range variation in ecological and genetic-structure of natural-populations. *Acta Oecologica-Oecologia Gen.* *8*, 435–440.
- Car, N.J., Christen, E.W., Hornbuckle, J.W., and Moore, G.A. (2012). Using a mobile phone Short Messaging Service (SMS) for irrigation scheduling in Australia – Farmers' participation and utility evaluation. *Comput. Electron. Agric.* *84*, 132–143.
- Carisse, O., Bacon, R., and Lefebvre, A. (2009). Grape powdery mildew (*Erysiphe necator*) risk assessment based on airborne conidium concentration. *Crop Prot.* *28*, 1036–1044.
- Carsten-Conner, L.D., Papaj, D.R., and O'Brien, D.M. (2010). Resource allocation to testes in walnut flies and implications for reproductive strategy. *J. Insect Physiol.* *56*, 1523–1529.
- Cassman, K.G., and Grassini, P. (2020). A global perspective on sustainable intensification research. *Nat. Sustain.* *3*, 262–268.
- Cattel, J., Nikolouli, K., Andrieux, T., Martinez, J., Jiggins, F., Charlat, S., Vavre, F., Lejon, D., Gibert, P., and Mouton, L. (2018). Back and forth *Wolbachia* transfers reveal efficient strains to control spotted wing *drosophila* populations. *J. Appl. Ecol.* *55*, 2408–2418.
- Chabert, S., Allemand, R., Poyet, M., Ris, N., and Gibert, P. (2013). *Drosophila suzukii*, vers une lutte biologique contre ce ravageur des fruits rouges. *Phytoma- Déf. Végétaux* *660*, 34–38.
- Chai, T., and Draxler, R.R. (2014). Root mean square error (RMSE) or mean absolute error (MAE)? – Arguments against avoiding RMSE in the literature. *Geosci. Model Dev.* *7*, 1247–1250.
- Champagnol, T. (2018). Agrestes synthèses: Commerce extérieur Agroalimentaire N° 2018/321.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., and Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity: Pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* *14*, 922–932.
- Charlery de la Masselière, M., Facon, B., Hafsi, A., and Duyck, P.-F. (2017). Diet breadth modulates preference - performance relationships in a phytophagous insect community. *Sci. Rep.* *7*, 16934.
- Chuche, J., and Thiéry, D. (2014). Biology and ecology of the Flavescence dorée vector *Scaphoideus titanus*: a review. *Agron. Sustain. Dev.* *34*, 381–403.
- Cini, A., Ioriatti, C., and Anfora, G. (2012). A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bull. Insectology* *65*, 149–160.
- Clavel, J., Julliard, R., and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* *9*, 222–228.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D., and Tscharrntke, T. (2005). Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *J. Biogeogr.* *32*, 2007–2014.
- Cole, L., Buckland, S.M., and Bardgett, R.D. (2008). Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biol. Biochem.* *40*, 505–514.
- Costamagna, A.C., Venable, W.N., and Schellhorn, N.A. (2015). Landscape-scale pest suppression is mediated by timing of predator arrival. *Ecol. Appl.* *25*, 1114–1130.
- Cuthbertson, A., Collins, D., Blackburn, L., Audsley, N., and Bell, H. (2014). Preliminary Screening of Potential Control Products against *Drosophila suzukii*. *Insects* *5*, 488–498.
- Da Mata, R.A., and Tidon, R. (2013). The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in *drosophilid* assemblages (Diptera, *Drosophilidae*) in the Cerrado. *Insect Conserv. Divers.* *6*, 663–670.
- Daane, K.M., Wang, X.-G., Biondi, A., Miller, B., Miller, J.C., Riedl, H., Shearer, P.W., Guerrieri, E., Giorgini, M., Buffington, M., et al. (2016). First exploration of parasitoids of *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological agents. *J. Pest Sci.* *89*, 823–835.
- Daily, G.C. (1997). *Nature's services : Societal dependance on natural ecosystems* (Washington, DC: Island Press).
- Dajoz, R. (1974). *Dynamique des Populations* (Paris: Masson & Cie).
- Davis, R.B., Javoš, J., Kaasik, A., Ōunap, E., and Tammaru, T. (2016). An ordination of life histories using morphological proxies: capital vs. income breeding in insects. *Ecology* *97*, 2112–2124.
- De la Blanchière, H. (1876). *Les ravageurs des vergers et de la vigne* (Paris: J. Rothschild éditeur).
- De la Vergne, F. (1858). *Guide du soufreur de la vigne*, 3e édition (Bordeaux, France: Th. Lafargue imprimeur libraire).
- DeFries, R.S., Foley, J.A., and Asner, G.P. (2004). Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Front. Ecol. Environ.* *2*, 249–257.
- Delbac, L., and Thiéry, D. (2016). Damage to grape flowers and berries by *Lobesia botrana* larvae (Denis & Schiffenüller) (Lepidoptera: Tortricidae), and relation to larval age: Larval age and damages by *Lobesia botrana*. *Aust. J. Grape Wine Res.* *22*, 256–261.

- Delbac, L., Rusch, A., Rouzes, R., Ravidat, M.-L., Launes, S., and Thiéry, D. (2014). *Drosophila suzukii* est-elle une menace pour la vigne ? *Phytoma- Déf. Végétaux* 679, 16–21.
- Delbac, L., Davidou, L., and Rouzes, R. (2015). La pourriture acide et les drosophiles. *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 50–51.
- Delbac, L., Rouzes, R., Rusch, A., and Thiéry, D. (2017). Geographical area extension of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Bordeaux vineyards. *IOBCwrps Bull.* 128, 28–36.
- Delbac, L., Binet, D., Rusch, A., Gaudin, J., Hommay, G., Reinbold, C., Herrbach, É., and Thiéry, D. (2018a). *Drosophila suzukii* dans le vignoble bordelais : état de la situation depuis sa découverte. *Union Girondine Vins Bordx.* 1155, 40–43.
- Delbac, L., Rusch, A., Binet, D., and Thiery, D. (2018b). Role of host plant distribution at the landscape level on *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) colonization in vineyards. In *Abstract Booklet Talks Posters Sfecologie 2018*, (Rennes, France: Société Française d'Ecologie et d'Evolution), p. 662.
- Delbac, L., Rusch, A., and Thiéry, D. (2020a). Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomol. Gen.* 40, 285–295.
- Delbac, L., Rusch, A., Binet, D., and Thiéry, D. (2020b). Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes. *Basic Appl. Ecol.* 48, 83–91.
- Della Giustina, W., Bonfils, J., and Le Quesne, W.J. (1989). Homoptères Cicadellidae (Paris: Institut National de la Recherche Agronomique).
- Didham, R.K., and Lawton, J.H. (1999). Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments1. *Biotropica* 31, 17–30.
- Diepenbrock, L.M., and Burrack, H.J. (2017). Variation of within-crop microhabitat use by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blackberry. *J. Appl. Entomol.* 141, 1–7.
- Diepenbrock, L.M., Swoboda-Bhattacharai, K.A., and Burrack, H.J. (2016). Ovipositional preference, fidelity, and fitness of *Drosophila suzukii* in a co-occurring crop and non-crop host system. *J. Pest Sci.* 89, 761–769.
- Diepenbrock, L.M., Hardin, J.A., and Burrack, H.J. (2017). Season-long programs for control of *Drosophila suzukii* in southeastern. *Crop Prot.* 98, 149–156.
- Dingle, H. (2003). Migration. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Elsevier), pp. 708–714.
- Dixon, P. (2003). VEGAN, a package of R functions for community ecology. *J. Veg. Sci.* 14, 927–930.
- Dobson, A.P., Bradshaw, A.D., and Baker, A.J.M. (1997). Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science* 277, 515–522.
- Drapela, T., Frank, T., Heer, X., Moser, D., and Zaller, J.G. (2011). Landscape structure affects activity density, body size and fecundity of *Pardosa wolf* spiders (Araneae: Lycosidae) in winter oilseed rape. *Eur. J. Entomol.* 108, 609–614.
- Drechsler, M., Touza, J., White, P.C.L., and Jones, G. (2016). Agricultural landscape structure and invasive species: the cost-effective level of crop field clustering. *Food Secur.* 8, 111–121.
- Dreves, A.J., Cave, A., Lee, J.C.-T., and others (2014). A detailed guide for testing fruit for the presence of spotted wing *Drosophila* (SWD) larvae (Corvallis, Or.: Extension Service, Oregon State University).
- Dubos, B. (1999). *Maladies cryptogamiques de la vigne. Champignons parasites des organes herbacés et du bois de la vigne* (Bordeaux, France: Editions Féret).
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65, 169–175.
- Elkinton, J.S. (2003). Population Ecology. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 933–944.
- Ellis, C.R., Feltham, H., Park, K., Hanley, N., and Goulson, D. (2017). Seasonal complementarity in pollinators of soft-fruit crops. *Basic Appl. Ecol.* 19, 45–55.
- Elsensohn, J.E., and Loeb, G.M. (2018). Non-Crop Host Sampling Yields Insights into Small-Scale Population Dynamics of *Drosophila suzukii* (Matsumura). *Insects* 9, 5.
- Emiljanowicz, L.M., Ryan, G.D., Langille, A., and Newman, J. (2014). Development, reproductive output and population growth of the fruit fly pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on artificial diet. *J. Econ. Entomol.* 107, 1392–1398.
- Entling, W., and Hoffmann, C. (2020). Single and combined effects of *Drosophila suzukii* and *Drosophila melanogaster* on sour rot development in viticulture. *J. Appl. Entomol.* 144, 153–160.
- Entling, W., Anslinger, S., Jarausch, B., Michl, G., and Hoffmann, C. (2019). Berry skin resistance explains oviposition preferences of *Drosophila suzukii* at the level of grape cultivars and single berries. *J. Pest Sci.* 92, 477–484.
- Ethier, K., and Fahrig, L. (2011). Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landsc. Ecol.* 26, 865–876.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S., and Cosner, C. (1999). How Habitat Edges Change Species Interactions. *Am. Nat.* 153, 165–182.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515.
- Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Funct. Ecol.* 21, 1003–1015.

- Fahrig, L. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 33–41.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., and Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes: Heterogeneity and biodiversity. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., Eigenbrod, F., Ford, A.T., Harrison, S.P., Jaeger, J.A.G., et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biol. Conserv.* 230, 179–186.
- Féret, E. (1878). *Statistique générale du département de la Gironde. Tome 1 : partie topographique, scientifique, agricole, industrielle, commerciale et administrative* (Bordeaux, France: Féret & Fils).
- Fermaud, M., Gravot, E., Blancard, D., Jailloux, F., and Stockel, J. (2000). Association drosophiles-microorganismes dans des vignes du bordelais atteintes par la pourriture acide. *IOBCwrps Bull.* 23 (4), 55–57.
- Fermaud, M., Smits, N., Merot, A., Roudet, J., Thiéry, D., Wery, J., and Delbac, L. (2016). New multipest damage indicator to assess protection strategies in grapevine cropping systems: An indicator of multipest damage in grapevine. *Aust. J. Grape Wine Res.* 22, 450–461.
- Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Buchholz, J., Querner, P., Bunea, C.-I., Strauss, P., Bauer, T., Kratschmer, S., Winter, S., et al. (2020). Tillage intensity and herbicide application influence surface-active springtail (Collembola) communities in Romanian vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* 300, 107006.
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., Holt, R.D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E.I., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.* 226, 9–15.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., et al. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574.
- Fort, T., Robin, C., Capdevielle, X., Delière, L., and Vacher, C. (2016). Foliar fungal communities strongly differ between habitat patches in a landscape mosaic. *PeerJ* 4, e2656.
- Fraimout, A., Jacquemart, P., Villarroel, B., Aponte, D.J., Decamps, T., Herrel, A., Cornette, R., and Debat, V. (2018). Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: implications for flight. *J. Exp. Biol.* 221, UNSP 166868.
- Frankl, R., Wanning, S., and Braun, R. (2005). Quantitative floral phenology at the landscape scale: Is a comparative spatio-temporal description of “flowering landscapes” possible? *J. Nat. Conserv.* 13, 219–229.
- Franklin, A.B., Noon, B.R., and George, T.L. (2002). What is habitat fragmentation? *Stud. Avian Biol.* 25, 20–29.
- Frewin, A.J., Renkema, J., Fraser, H., and Hallett, R.H. (2017). Evaluation of Attractants for Monitoring *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.* 110, 1156–1163.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., et al. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6, 8568.
- GDON du Libournais (2020). *Lutte contre la Flavescence dorée*.
- Gibert, P. (2012). *Plasticité phénotypique et réponses adaptatives aux changements environnementaux chez les insectes. Habilitation à Diriger des Recherches. Université Claude Bernard Lyon1*.
- Gibert, P., Hill, M., Pascual, M., Plantamp, C., Terblanche, J.S., Yassin, A., and Sgro, C.M. (2016). *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biol. Invasions* 18, 1089–1103.
- Gilchrist, G.W., Huey, R.B., and Serra, L. (2001). Rapid evolution of wing size clines in *Drosophila subobscura*. *Genetica* 112, 273–286.
- Giorgini, M. (2019). Exploration for native parasitoids of *Drosophila suzukii* in China reveals a diversity of parasitoid species and narrow host range of the dominant parasitoid. *J. Pest Sci.* 92, 509–522.
- Girard, L. (2019). Les grandes manoeuvres de la filière vin en France. *Le Monde* 13 mars 2019, 15.
- Gladbach, D.J., Holzschuh, A., Scherber, C., Thies, C., Dormann, C.F., and Tschirntke, T. (2011). Crop-noncrop spillover: arable fields affect trophic interactions on wild plants in surrounding habitats. *Oecologia* 166, 433–441.
- Golden, D.M., and Crist, T.O. (1999). Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia* 118, 371–380.
- González-Moreno, P., Diez, J.M., Ibáñez, I., Font, X., and Vilà, M. (2014). Plant invasions are context-dependent: multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Divers. Distrib.* 20, 720–731.
- Gottschalk, M.S., De Toni, D.C., Valente, V.L., and Hofmann, P.R. (2007). Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. *Neotrop. Entomol.* 36, 848–862.
- Grab, H., Branstetter, M.G., Amon, N., Urban-Mead, K.R., Park, M.G., Gibbs, J., Blitzer, E.J., Poveda, K., Loeb, G., and Danforth, B.N. (2019). Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science* 363, 282–284.
- Grassi, A., Gottardello, A., Dalton, D.T., Tait, G., Rendon, D., Ioriatti, C., Gibeaut, D., Rossi Stacconi, M.V., and Walton, V.M. (2018). Seasonal Reproductive Biology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Temperate Climates. *Environ. Entomol.* 47, 166–174.
- Grassini, P., Eskridge, K.M., and Cassman, K.G. (2013). Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nat. Commun.* 4, 2918.
- Gravot, E. (2000). *Interactions entre la pourriture acide de la vigne et les populations de drosophiles dans la région bordelaise. PhD. Paris VI*.

- Gray, C.L., and Lewis, O.T. (2014). Do riparian forest fragments provide ecosystem services or disservices in surrounding oil palm plantations? *Basic Appl. Ecol.* *15*, 693–700.
- Gray, C.L., Simmons, B.I., Fayle, T.M., Mann, D.J., and Slade, E.M. (2016). Are riparian forest reserves sources of invertebrate biodiversity spillover and associated ecosystem functions in oil palm landscapes? *Biol. Conserv.* *194*, 176–183.
- Grilli, M.P., and Bruno, M. (2007). Regional abundance of a planthopper pest: the effect of host patch area and configuration. *Entomol. Exp. Appl.* *122*, 133–143.
- Guillaumin, J.J., Mercier, S., and Dubos, B. (1982). Les pourridiés à *Armillariella* et *Rosellinia* en France sur vigne, arbres fruitiers et cultures florales I. Etiologie et symptomatologie. *Agronomie* *2*, 71–80.
- Guillaumin, J.-J., Mohammed, C., Anselmi, N., Courtecuisse, R., Gregory, S.C., Holdenrieder, O., Intini, M., Lung, B., Marxmüller, H., Morrison, D., et al. (1993). Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in western Europe. *Eur. J. For. Pathol.* *23*, 321–341.
- Guimier, S., Delmotte, F., Fabre, F., Mazet, I.D., Couture, C., Schneider, C., and Delière, L. (2019). OSCAR, a national observatory to support the durable deployment of disease-resistant grapevine varieties. *Acta Hort.* *1248*, 21–33.
- Gullan, P.J., and Cranston, P.S. (2005). *The insects: An outline of Entomology* (3rd Edition) (Oxford, UK: Blackwell Publishing).
- Gundersen, G., Johannesen, E., Andreassen, H.P., and Ims, R.A. (2001). Source–sink dynamics: how sinks affect demography of sources. *Ecol. Lett.* *4*, 14–21.
- Gustafson, E.J., and Gardner, R.H. (1996). The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* *77*, 94–107.
- Gutierrez, A.P., Ponti, L., and Dalton, D.T. (2016). Analysis of the invasiveness of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in North America, Europe, and the Mediterranean Basin. *Biol. Invasions* *18*, 3647–3663.
- Gutierrez-Arellano, C., and Mulligan, M. (2018). A review of regulation ecosystem services and disservices from faunal populations and potential impacts of agriculturalisation on their provision, globally. *Nat. Conserv.* *30*, 1–39.
- Guyot, C., Arlettaz, R., Korner, P., and Jacot, A. (2017). Temporal and spatial scales matter: circannual habitat selection by bird communities in vineyards. *Plos One* *12*, e0170176.
- Hägström, H., and Larsson, S. (1995). Slow larval growth on a suboptimal willow results in high predation mortality in the leaf beetle *Galerucella lineola*. *Oecologia* *104*, 308–315.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., and Slobodkin, L.B. (1960). Community Structure, Population Control, and Competition. *Am. Nat.* *94*, 421–425.
- Hamby, K.A., Bolda, M.P., Sheehan, M.E., and Zalom, F.G. (2014). Seasonal monitoring for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in California commercial raspberries. *Environ. Entomol.* *43*, 1008–1018.
- Hamby, K.A., Bellamy, D.E., Chiu, J.C., Lee, J.C., Walton, V.M., Wiman, N.G., York, R.M., and Biondi, A. (2016). Biotic and abiotic factors impacting development, behavior, phenology, and reproductive biology of *Drosophila suzukii*. *J. Pest Sci.* *89*, 605–619.
- Hamilton, I.M. (2017). Habitat Selection. In *Reference Module in Life Sciences*, (Amsterdam: Elsevier), p. 7.
- Hampton, E., Koski, C., Barsoian, O., Faubert, H., Cowles, R.S., and Alm, S.R. (2014). Use of early ripening cultivars to avoid infestation and mass trapping to manage *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in *Vaccinium corymbosum* (Ericales: Ericaceae). *J. Econ. Entomol.* *107*, 1849–1857.
- Hardin, J.A., Kraus, D.A., and Burrack, H.J. (2015). Diet quality mitigates intraspecific larval competition in *Drosophila suzukii*. *Entomol. Exp. Appl.* *156*, 59–65.
- Harmon, D.S., Haseeb, M., Kanga, L.H.B., and Liburd, O.E. (2019). Evaluation of Monitoring Traps and Lures for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Berry Plantings in Florida. *Insects* *10*, 313.
- Haro-Barchin, E., Scheper, J., Ganuza, C., De Groot, G.A., Colombari, F., van Kats, R., and Kleijn, D. (2018). Landscape-scale forest cover increases the abundance of *Drosophila suzukii* and parasitoid wasps. *Basic Appl. Ecol.* *31*, 33–43.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., and Esseen, P.-A. (2005). Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conserv. Biol.* *19*, 768–782.
- Harris, D.W., Hamby, K.A., Wilson, H.E., and Zalom, F.G. (2014). Seasonal monitoring of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in a mixed fruit production system. *J. Asia-Pac. Entomol.* *17*, 857–864.
- Hartig, F. (2019). DHARMa.
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschirntke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., Fahrig, L., Martin, J.-L., Baudry, J., Bertrand, C., et al. (2018). Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *285*, 20172242.
- Heaton, L., Millerand, F., Crespel, É., and Proulx, S. (2011). La réactualisation de la contribution des amateurs à la botanique. *Terrains Trav. n° 18*, 155–173.
- Hennig, E.I., and Mazzi, D. (2018). Spotted Wing *Drosophila* in Sweet Cherry Orchards in Relation to Forest Characteristics, Bycatch, and Resource Availability. *Insects* *9*, 118.
- Henri, D.C., Jones, O., Tsiattalos, A., Thébault, E., Seymour, C.L., and Veen, F.J.F. van (2015). Natural vegetation benefits synergistic control of the three main insect and pathogen pests of a fruit crop in southern Africa. *J. Appl. Ecol.* *52*, 1092–1101.

- Hunter, M.D., Varley, G.C., and Gradwell, G.R. (1997). Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *94*, 9176–9181.
- Hylland, K. (2005). Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *J. Appl. Ecol.* *42*, 518–525.
- Iacovone, A., Girod, P., Ris, N., Weydert, C., Gibert, P., Poirie, M., and Gatti, J.-L. (2015). Worldwide Invasion by *Drosophila suzukii*: Does Being the “Cousin” of a Model Organism Really Help Setting up Biological Control? Hopes, Disenchantments and New Perspectives. *Rev. Ecol.- Terre Vie* *70*, 207–214.
- Ingels, C.A. (1988). *Cover cropping in vineyards: A grower’s handbook* (Oakland, California: University of California).
- Ioriatti, C., Walton, V., Dalton, D., Anfora, G., Grassi, A., Maistri, S., and Mazzoni, V. (2015). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and its potential impact to wine grapes during harvest in two cool climate wine grape production regions. *J. Econ. Entomol.* *108*, 1148–1155.
- Ioriatti, C., Guzzon, R., Anfora, G., Ghidoni, F., Mazzoni, V., Villegas, T.R., Dalton, D.T., and Walton, V.M. (2018). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) contributes to the development of sour rot in grape. *J. Econ. Entomol.* *111*, 283–292.
- Jackson, H.B., and Fahrig, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape? *Landsc. Ecol.* *27*, 929–941.
- Jackson, H.B., and Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob. Ecol. Biogeogr.* *24*, 52–63.
- Jackson, N.D., and Fahrig, L. (2016). Habitat amount, not habitat configuration, best predicts population genetic structure in fragmented landscapes. *Landsc. Ecol.* *31*, 951–968.
- Jaffe, B.D., and Guédot, C. (2019). Vertical and temporal distribution of spotted-wing drosophila (*Drosophila suzukii*) and pollinators within cultivated raspberries. *Pest Manag. Sci.* *75*, 2188–2194.
- Janković, M., Plečaš, M., Sandić, D., Popović, A., Petrović, A., Petrović-Obradović, O., Tomanović, Ž., and Gagić, V. (2017). Functional role of different habitat types at local and landscape scales for aphids and their natural enemies. *J. Pest Sci.* *90*, 261–273.
- Jeffries, J.M., Marquis, R.J., and Forkner, R.E. (2006). Forest Age Influences Oak Insect Herbivore Community Structure, Richness, And Density. *Ecol. Appl.* *16*, 901–912.
- Jenkins, P.E., and Isaacs, R. (2007). Cutting Wild Grapevines as a Cultural Control Strategy for Grape Berry Moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* *36*, 187–194.
- Joshi, N.K., Biddinger, D.J., Demchak, K., and Deppen, A. (2014). First Report of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Commercial Fruits and Vegetables in Pennsylvania. *J. Insect Sci.* *14*, 4.
- Justrich, H. (2013). Kirschesseffliegen in Bundner Rebbergen. *Obst- Weinbau* *149*, 4–7.
- Kaçar, G., Wang, X., Stewart, T.J., and Daane, K.M. (2016). Overwintering survival of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) and the effect of food on adult survival in California’s San Joaquin valley. *Environ. Entomol.* *45*, 763–771.
- Kari, J.S., and Huey, R.B. (2000). Size and seasonal temperature in free-ranging *Drosophila subobscura*. *J. Therm. Biol.* *25*, 267–272.
- Karlsson, I.M. (2000). Nocturnal air temperature variations between forest and open areas. *J. Appl. Meteorol.* *39*, 851–862.
- Karp, D.S., Chaplin-Kramer, R., Meehan, T.D., Martin, E.A., DeClerck, F., Grab, H., Gratton, C., Hunt, L., Larsen, A.E., Martínez-Salinas, A., et al. (2018). Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *115*, E7863–E7870.
- Katayama, N., Bouam, I., Koshida, C., and Baba, Y.G. (2019). Biodiversity and yield under different land-use types in orchard/vineyard landscapes: A meta-analysis. *Biol. Conserv.* *229*, 125–133.
- Keeseey, I.W., Knaden, M., and Hansson, B.S. (2015). Olfactory specialization in *Drosophila suzukii* supports an ecological shift in host preference from rotten to fresh fruit. *J. Chem. Ecol.* *41*, 121–128.
- Kehrli, P., Richoz, P., Linder, C., and Baroffio, C. (2014). The importance of *Drosophila suzukii* for grapevine production. *IOBCWPRS Bull.* *105*, 211–218.
- Kenis, M., Tonina, L., Eschen, R., van der Sluis, B., Sancassani, M., Mori, N., Haye, T., and Helsen, H. (2016). Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *J. Pest Sci.* *89*, 735–748.
- Kennedy, G.G., and Storer, N.P. (2000). Life systems of polyphagous arthropod pests in temporally unstable cropping systems. *Annu. Rev. Entomol.* *45*, 467–493.
- Kim, M.J., Kim, J.S., Park, J.S., Choi, D.-S., Park, J., and Kim, I. (2015). Oviposition and development potential of the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae), on uninjured Campbell Early grape. *Entomol. Res.* *45*, 354–359.
- Kindlmann, P., and Burel, F. (2008). Connectivity measures: a review. *Landsc. Ecol.* *23*, 879–890.
- Kinjo, H., Kunimi, Y., Ban, T., and Nakai, M. (2013). Oviposition efficacy of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on different cultivars of blueberry. *J. Econ. Entomol.* *106*, 1767–1771.
- Kinjo, H., Kunimi, Y., and Nakai, M. (2014). Effects of temperature on the reproduction and development of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Appl. Entomol. Zool.* *49*, 297–304.
- Kirkpatrick, D.M., McGhee, P.S., Gut, L.J., and Miller, J.R. (2017). Improving monitoring tools for spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Entomol. Exp. Appl.* *164*, 87–93.

- Klick, J., Yang, W.Q., and Bruck, D.J. (2015). Marking *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) With Rubidium or N-15. *J. Econ. Entomol.* *108*, 1447–1451.
- Klick, J., Yang, W.Q., Walton, V.M., Dalton, D.T., Hagler, J.R., Dreves, A.J., Lee, J.C., and Bruck, D.J. (2016). Distribution and activity of *Drosophila suzukii* in cultivated raspberry and surrounding vegetation. *J. Appl. Entomol.* *140*, 37–46.
- Knapp, L., Bravin, E., and Finger, R. (2019a). Data on Swiss fruit and wine growers' management strategies against *D. suzukii*, risk preference and perception. *Data Brief* *24*, 103920.
- Knapp, L., Mazzi, D., and Finger, R. (2019b). Management strategies against *Drosophila suzukii*: insights into Swiss grape growers choices. *Pest Manag. Sci.* *75*, 2820–2829.
- Kreiter, S., Sentenac, G., Rusch, A., Zriki, G., Thierry, J., Delbac, L., Madjeski, M., Guisset, M., and Tixier, M.-S. (2017). Effet de l'environnement paysager d'une parcelle de vigne et de la concentration pollinique sur les Phytoseiidae dans trois régions viticoles Françaises (Projet Biocontrol). In *Annales AFPP*, (Montpellier, France), pp. 361–370.
- Kremmer, L., Thaon, M., Borowiec, N., David, J., Poirie, M., Gatti, J.-L., and Ris, N. (2017a). Field Monitoring of *Drosophila suzukii* and Associated Communities in South Eastern France as a Pre-Requisite for Classical Biological Control. *Insects* *8*, 124.
- Kremmer, L., David, J., Borowiec, N., Thaon, M., Ris, N., Poirie, M., and Gatti, J.-L. (2017b). The African fig fly *Zaprionus indianus*: a new invasive pest in France? *Bull. Insectology* *70*, 57–62.
- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *J. Stat. Softw.* *28*, 1–26.
- La Guerche, S., Dauphin, B., Pons, M., Blancard, D., and Darriet, P. (2006). Characterization of Some Mushroom and Earthy Off-Odors Microbially Induced by the Development of Rot on Grapes. *J. Agric. Food Chem.* *54*, 9193–9200.
- La Morgia, V., Malenotti, E., Badino, G., and Bona, F. (2011). Where do we go from here? Dispersal simulations shed light on the role of landscape structure in determining animal redistribution after reintroduction. *Landsc. Ecol.* *26*, 969–981.
- Lampin, D., and Régnier, V. (2018). Bordeaux-Aquitaine et Charentes-Cognac, piliers de la filière viti-vinicole. *Agreste Nouvelle-Aquitaine INSEE. Analyses & Résultats Avril 2018 N°52*.
- Landis, D.A., Wratten, S.D., and Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.* *45*, 175–201.
- Landolt, P.J., Cha, D.H., and Zack, R.S. (2015). Synergistic Trap Response of the False Stable Fly and Little House Fly (Diptera: Muscidae) to Acetic Acid and Ethanol, Two Principal Sugar Fermentation Volatiles. *Environ. Entomol.* *44*, 1441–1448.
- Larignon, P., and Dubos, B. (1997). Fungi associated with esca disease in grapevine. *Eur. J. Plant Pathol.* *103*, 147–157.
- Lavaud, C. (2019). *Agreste Nouvelle-Aquitaine : mémento filière viti-vinicole, édition 2019*.
- Lavaud, S. (2000). L'emprise foncière de Bordeaux sur sa campagne : l'exemple des bourdieux (XIVe-XVIe siècles). *Ann. Midi Rev. Archéologique Hist. Philol. Fr. Méridionale* *112*, 315–329.
- Law, B.S., and Dickman, C.R. (1998). The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodivers. Conserv.* *7*, 323–333.
- Lawton, J.H. (1983). Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annu. Rev. Entomol.* *28*, 23–39.
- Lecomte, P., Diarra, B., Carbonneau, A., Rey, P., and Chevrier, C. (2018). Esca of grapevine and training practices in France: results of a 10-year survey. *Phytopathol. Mediterr.* *57*, 472–487–487.
- Lee, J.C., Bruck, D.J., Dreves, A.J., Ioriatti, C., Vogt, H., and Baufeld, P. (2011a). In Focus: Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Manag. Sci.* *67*, 1349–1351.
- Lee, J.C., Bruck, D.J., Curry, H., Edwards, D., Haviland, D.R., Steenwyk, R.A. van, and Yorgey, B.M. (2011b). The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Manag. Sci.* *67*, 1358–1367.
- Lee, J.C., Dreves, A.J., Cave, A.M., Kawai, S., Isaacs, R., Miller, J.C., Van Timmeren, S., and Bruck, D.J. (2015). Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* *108*, 117–129.
- Legal, L., David, J.R., and Jallon, J.M. (1992). Toxicity and attraction effects produced by *Morinda citrifolia* fruits on the *Drosophila melanogaster* complex of species. *Chemoecology* *3*, 125–129.
- Legal, L., Chappe, B., and Jallon, J.M. (1994). Molecular basis of *Morinda citrifolia* (L.): Toxicity on drosophila. *J. Chem. Ecol.* *20*, 1931–1943.
- Legendre, P., and Legendre, L.F.J. (2012). *Numerical Ecology* (The Netherlands: Elsevier Science BV).
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., and Herve, M. (2020). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Lessio, F., Tedeschi, R., and Alma, A. (2007). Presence of *Scaphoideus titanus* on American grapevine in woodlands, and infection with "Flavescence dorée" phytoplasmas. *Bull. Insectology* *60*, 373–374.
- Lessio, F., Tota, F., and Alma, A. (2014). Tracking the dispersion of *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae) from wild to cultivated grapevine: use of a novel mark-capture technique. *Bull. Entomol. Res.* *104*, 432–443.
- Letourneau, D.K., Allen, S.G.B., and Stireman, J.O. (2012). Perennial habitat fragments, parasitoid diversity and parasitism in ephemeral crops. *J. Appl. Ecol.* *49*, 1405–1416.

- Lewis, R.L., Beckenbach, A.T., and Mooers, A.O. (2005). The phylogeny of the subgroups within the melanogaster species group: likelihood tests on COI and COII sequences and a Bayesian estimate of phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.* **37**, 15–24.
- Linder, C., Kehrl, P., Kuske, S., Baroffio, C., and Fisher, S. (2013a). La drosophile du cerisier, nouveau ravageur potentiel de nos vignobles. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* **45**, 59–60.
- Linder, C., Kehrl, P., and Kuske, S. (2013b). *Drosophila suzukii* : Proposition de stratégie de lutte en viticulture. Agroscope.
- Linder, C., Kehrl, P., Kuske, S., and Viret, O. (2015a). *Drosophila suzukii* en viticulture, recommandations 2015 - Fiche technique N° 17 (Agroscope).
- Linder, C., Kehrl, P., and Kuske, S. (2015b). Guide viti d'Agroscope - Ravageurs occasionnels : Drosophile du cerisier. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* **48**, 50.
- Lochlainn, L.M.N., Gayton, I., Theocharopoulos, G., Edwards, R., Danis, K., Kremer, R., Kleijer, K., Tejan, S.M., Sankoh, M., and Jimissa, A. (2018). Improving mapping for Ebola response through mobilising a local community with self-owned smartphones: Tonkolili District, Sierra Leone, January 2015. *PLoS One* **13**, e0189959.
- Lucey, J.M., and Hill, J.K. (2012). Spillover of Insects from Rain Forest into Adjacent Oil Palm Plantations. *Biotropica* **44**, 368–377.
- Lucey, J.M., Tawatao, N., Senior, M.J.M., Chey, V.K., Benedick, S., Hamer, K.C., Woodcock, P., Newton, R.J., Bottrell, S.H., and Hill, J.K. (2014). Tropical forest fragments contribute to species richness in adjacent oil palm plantations. *Biol. Conserv.* **169**, 268–276.
- Lurgi, M., Wells, K., Kennedy, M., Campbell, S., and Fordham, D.A. (2016). A Landscape Approach to Invasive Species Management. *PLOS ONE* **11**, e0160417.
- Lustig, A., Stouffer, D.B., Doscher, C., and Worner, S.P. (2017). Landscape metrics as a framework to measure the effect of landscape structure on the spread of invasive insect species. *Landsc. Ecol.* **32**, 2311–2325.
- Lyons, K.G., Brigham, C.A., Traut, B.H., and Schwartz, M.W. (2005). Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conserv. Biol.* **19**, 1019–1024.
- MacArthur, R.H., and Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography* (Princeton, New-Jersey: Princeton University Press).
- Maclean, H.J., Kristensen, T.N., Sørensen, J.G., and Overgaard, J. (2018). Laboratory maintenance does not alter ecological and physiological patterns among species: a *Drosophila* case study. *J. Evol. Biol.* **31**, 530–542.
- Maixner, M. (1992). *Scaphoideus titanus* Ball, a possible vector of Grapevine Yellows on wild and cultivated grapes in North America. *Bull. OILB SROP* **15** (2), 43.
- Malembic-Maher, S., Desqué, D., Khalil, D., Salar, P., Bergey, B., Danet, J.-L., Duret, S., Dubrana-Ourabah, M.-P., Beven, L., Ember, I., et al. (2020). When a Palearctic bacterium meets a Nearctic insect vector: Genetic and ecological insights into the emergence of the grapevine Flavescence dorée epidemics in Europe. *PLOS Pathog.* **16**, e1007967.
- Mallinger, R.E., Gibbs, J., and Gratton, C. (2016). Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods. *Landsc. Ecol.* **31**, 1523–1535.
- Mandelik, Y., Winfree, R., Neeson, T., and Kremen, C. (2012). Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. *Ecol. Appl.* **22**, 1535–1546.
- Marchand, D. (2015). Résultats de l'enquête vaudoise «*Drosophila suzukii* et pourriture acide en 2014». *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* **47**, 260–263.
- Marchesini, E., Mori, N., and Aldrighetti, F. (2014). *Drosophila suzukii* (Matsumura) a new pest of grape in Veneto Region (north-east Italy). *IOBCWPRS Bull.* **105**, 229–232.
- Markow, T.A. (2015). The secret lives of *Drosophila* flies. *ELife* **4**, e06793.
- Markow, T.A., and O'Grady, P. (2008). Reproductive ecology of *Drosophila*. *Funct. Ecol.* **22**, 747–759.
- Markow, T.A., and O'Grady, P.M. (2006). *Drosophila: a guide to species identification and use* (Oxford, UK: Academic Press).
- Markow, T.A., Beall, S., and Castrezana, S. (2012). The wild side of life: *Drosophila* reproduction in nature. *Fly (Austin)* **6**, 98–101.
- Martin, E.A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., Garratt, M.P.D., Holzschuh, A., Kleijn, D., Kovács-Hostyánszki, A., et al. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecol. Lett.* **22**, 1083–1094.
- Mazzetto, F. (2016). *Drosophila* parasitoids in northern Italy and their potential to attack the exotic pest *Drosophila suzukii*. *J. Pest Sci.* **14**.
- Mazzetto, F., Marchetti, E., Amiresmaeili, N., Sacco, D., Francati, S., Jucker, C., Dindo, M.L., Lupi, D., and Tavella, L. (2016). *Drosophila* parasitoids in northern Italy and their potential to attack the exotic pest *Drosophila suzukii*. *J. Pest Sci.* **89**, 837–850.
- McArthur, C., Banks, P.B., Boonstra, R., and Forbey, J.S. (2014). The dilemma of foraging herbivores: dealing with food and fear. *Oecologia* **176**, 677–689.
- McGarigal, K., and Marks, B.J. (1995). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *Gen Tech Rep PNW-GTR-351* Portland US Dep. Agric. For. Serv. Pac. Northwest Res. Stn. **122** P 351.
- Medeiros, H.F., and Klaczko, L.B. (1999). A weakly biased *Drosophila* trap. *Drosoph. Info Serv.* **82**, 100–102.
- Merot, A., Alonso Ugaglia, A., Barbier, J.-M., and Del'homme, B. (2019). Diversity of conversion strategies for organic vineyards. *Agron. Sustain. Dev.* **39**, 16.

- Miguet, P., Jackson, H.B., Jackson, N.D., Martin, A.E., and Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landsc. Ecol.* *31*, 1177–1194.
- Millardet, A. (1886). *Traitement du mildiou et du rot par le mélange de chaux et de sulfate de cuivre* (Bordeaux, France: Féret).
- Millenium Ecosystem Assesment (2005). *Ecosystems and human well-being, synthesis* (Washington, DC: Island Press).
- Min, K.-J., Hogan, M.F., Tatar, M., and O'Brien, D.M. (2006). Resource allocation to reproduction and soma in *Drosophila*: A stable isotope analysis of carbon from dietary sugar. *J. Insect Physiol.* *52*, 763–770.
- Mondani, L., Palumbo, R., Tsitsigiannis, D., Perdakis, D., Mazzoni, E., and Battilani, P. (2020). Pest Management and Ochratoxin A Contamination in Grapes: A Review. *Toxins* *12*, 303.
- Morais, P.B., Hagler, A.N., Rosa, C.A., Mendonca-Hagler, L.C., and Klaczko, L.B. (1992). Yeasts associated with *Drosophila* in tropical forests of Rio de Janeiro, Brazil. *Can. J. Microbiol.* *38*, 1150–1155.
- Moretti, M., Dias, A.T.C., Bello, F. de, Altermatt, F., Chown, S.L., Azcárate, F.M., Bell, J.R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., et al. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Funct. Ecol.* *31*, 558–567.
- Mori, N., Vincenzi, S., Marchesini, E., Curioni, A., and Duso, C. (2014). The effect of *Drosophila suzukii* attack during grape drying process in Veneto Region (north-eastern Italy). *IOBCWPRS Bull.* *105*, 225–228.
- Moss, R., Watson, A., and Ollason, J. (1982). *Animal population dynamics* (London, UK: Chapman and Hall).
- Mühlner, S., Kormann, U., Schmidt-Entling, M., Herzog, F., and Bailey, D. (2010). Structural versus functional habitat connectivity measures to explain bird diversity in fragmented orchards. *J. Landsc. Ecol.* *3*, 52–63.
- Muneret, L., Thiéry, D., Joubard, B., and Rusch, A. (2018). Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards. *J. Appl. Ecol.* *55*, 1516–1525.
- Muthukrishnan, R., Jordan, N.R., Davis, A.S., and Forester, J.D. (2019). Use of simulation-based statistical models to complement bioclimatic models in predicting continental scale invasion risks. *Biol. Invasions* *21*, 847–859.
- Nascimbene, J., Zottini, M., Ivan, D., Casagrande, V., and Marini, L. (2016). Do vineyards in contrasting landscapes contribute to conserve plant species of dry calcareous grasslands? *Sci. Total Environ.* *545*, 244–249.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* *520*, 45–50.
- Ng, K., Barton, P.S., Blanchard, W., Evans, M.J., Lindenmayer, D.B., Macfadyen, S., McIntyre, S., and Driscoll, D.A. (2018). Disentangling the effects of farmland use, habitat edges, and vegetation structure on ground beetle morphological traits. *Oecologia* *188*, 645–657.
- Nguyen, H.D.D., and Nansen, C. (2018). Edge-biased distributions of insects. A review. *Agron. Sustain. Dev.* *38*, 11.
- Nikolouli, K., Sassù, F., Mouton, L., Stauffer, C., and Bourtzis, K. (2020). Combining sterile and incompatible insect techniques for the population suppression of *Drosophila suzukii*. *J. Pest Sci.* *93*, 647–661.
- Norris, R.F., and Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Sci.* *48*, 94–158.
- Nunney, L. (1990). *Drosophila* on Oranges: Colonization, Competition, and Coexistence. *Ecology* *71*, 1904–1915.
- Nunney, L. (1996). The colonization of oranges by the cosmopolitan *Drosophila*. *Oecologia* *108*, 552–561.
- Öberg, S., Mayr, S., and Dauber, J. (2008). Landscape effects on recolonisation patterns of spiders in arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* *123*, 211–218.
- Ogueta, M., Cibik, O., Eltrop, R., Schneider, A., and Scholz, H. (2010). The Influence of Adh Function on Ethanol Preference and Tolerance in Adult *Drosophila melanogaster*. *Chem. Senses* *35*, 813–822.
- O'Hanlon, R., and Harrington, T.J. (2012). The macrofungal diversity and community of Atlantic oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*) forests in Ireland. *An. Jardín Botánico Madr.* *69*, 107–117.
- Onstad, D.W., Crwoder, D.W., Isard, S.A., Levine, E., Spencer, J.L., O'neal, M.E., Ratcliffe, S.T., Gray, M.E., Bledsoe, L.W., Di Fonzo, C.D., et al. (2003). Does Landscape Diversity Slow the Spread of Rotation-Resistant Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae)? *Environ. Entomol.* *32*, 992–1001.
- Orellana, F.J., del Sagrado, J., and del Águila, I.M. (2011). SAIFA: A web-based system for Integrated Production of olive cultivation. *Comput. Electron. Agric.* *78*, 231–237.
- Organisation Internationale de la Vigne et du vin (2018). *Eléments de conjoncture mondiale*, Avril 2018.
- Ortega, M., and Pascual, S. (2014). Spatio-temporal analysis of the relationship between landscape structure and the olive fruit fly *Bactrocera oleae* (Diptera: Tephritidae): Effect of landscape on *B. oleae*. *Agric. For. Entomol.* *16*, 14–23.
- Pace, M.L., and Cole, J.J. (1994). Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *Microb. Ecol.* *28*, 181–193.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., Bruyn, L.D., Fuhr, M., Grandin, U., et al. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv. Biol.* *24*, 101–112.

- Paiola, A., Assandri, G., Brambilla, M., Zottini, M., Pedrini, P., and Nascimbene, J. (2020). Exploring the potential of vineyards for biodiversity conservation and delivery of biodiversity-mediated ecosystem services: A global-scale systematic review. *Sci. Total Environ.* *706*, 135839.
- Panel, A.D.C., Zeeman, L., Van der Sluis, B.J., Van Elk, P., Pannebakker, B.A., Wertheim, B., and Helsen, H.H.M. (2018). Overwintered *Drosophila suzukii* Are the Main Source for Infestations of the First Fruit Crops of the Season. *Insects* *9*, 145.
- Papura, D., Roux, P., Joubard, B., Razafimbola, L., Fabreguettes, O., Delbac, L., and Rusch, A. (2020). Predation of grape berry moths by harvestmen depends on landscape composition. *Biol. Control* *150*, 104358.
- Paradise, C.J. (2004). Relationship of water and leaf litter variability to insects inhabiting treeholes. *J. North Am. Benthol. Soc.* *23*, 793–805.
- Parsons, P.A. (1991). Biodiversity Conservation Under Global Climatic Change: The Insect *Drosophila* as a Biological Indicator? *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* *1*, 77.
- Pasimeni, M.R., Valente, D., Semeraro, T., Petrosillo, I., and Zurlini, G. (2019). Anthropogenic Landscapes. In *Encyclopedia of Ecology* (Second Edition), B. Fath, ed. (Oxford, UK: Elsevier), pp. 472–481.
- Pavan, F., Mori, N., Bigot, G., and Zandigiaco, P. (2012). Border effect in spatial distribution of Flavescence dorée affected grapevines and outside source of *Scaphoideus titanus* vectors. *Bull. Insectology* *65*, 281–290.
- Pelton, E., Gratton, C., Isaacs, R., Van Timmeren, S., Blanton, A., and Guedot, C. (2016). Earlier activity of *Drosophila suzukii* in high woodland landscapes but relative abundance is unaffected. *J. Pest Sci.* *89*, 725–733.
- Pelton, E., Gratton, C., and Guédot, C. (2017). Susceptibility of cold hardy grapes to *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Appl. Entomol.* *141*, 644–652.
- Penariol, L.V., and Madi-Ravazzi, L. (2013). Edge-interior differences in the species richness and abundance of drosophilids in a semideciduous forest fragment. *SpringerPlus* *2*, 214.
- Peng, R.K., Fletcher, C.R., and Sutton, S.L. (1992). The effect of microclimate on flying dipterans. *Int. J. Biometeorol.* *36*, 69–76.
- Pham, C.K., and Ray, A. (2015). Conservation of olfactory avoidance in *Drosophila* species and identification of repellents for *Drosophila suzukii*. *Sci. Rep.* *5*, 11527.
- Pithon, J.A., Beaujouan, V., Daniel, H., Pain, G., and Vallet, J. (2016). Are vineyards important habitats for birds at local or landscape scales? *Basic Appl. Ecol.* *17*, 240–251.
- Plečaš, M., Gagić, V., Janković, M., Petrović-Obradović, O., Kavallieratos, N.G., Tomanović, Ž., Thies, C., Tschardtke, T., and Četković, A. (2014). Landscape composition and configuration influence cereal aphid–parasitoid–hyperparasitoid interactions and biological control differentially across years. *Agric. Ecosyst. Environ.* *183*, 1–10.
- Pohlman, C.L., Turton, S.M., and Goosem, M. (2007). Edge Effects of Linear Canopy Openings on Tropical Rain Forest Understorey Microclimate. *Biotropica* *39*, 62–71.
- Polis, G.A., Anderson, W.B., and Holt, R.D. (1997). Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *28*, 289–316.
- Pons, A., Mouakka, N., Deliere, L., Crachereau, J.C., Davidou, L., Sauris, P., Guilbault, P., and Darriet, P. (2018). Impact of *Plasmopara viticola* infection of Merlot and Cabernet Sauvignon grapes on wine composition and flavor. *Food Chem.* *239*, 102–110.
- Poppe, J.L., Schmitz, H.J., and Valente, V.L.S. (2016). Changes in the structure of *Drosophilidae* (Diptera) assemblages associated with contrasting environments in the Pampas biome across temporal and spatial scales. *Ann. Entomol. Soc. Am.* *109*, 567–573.
- Potter, B.E., Teclaw, R.M., and Zasada, J.C. (2001). The impact of forest structure on near-ground temperatures during two years of contrasting temperature extremes. *Agric. For. Meteorol.* *106*, 331–336.
- Poyet, M., Havard, S., Prevost, G., Chabrierie, O., Doury, G., Gibert, P., and Eslin, P. (2013). Resistance of *Drosophila suzukii* to the larval parasitoids *Leptopilina heterotoma* and *Asobara japonica* is related to haemocyte load. *Physiol. Entomol.* *38*, 45–53.
- Poyet, M., Eslin, P., Heraude, M., Roux, V. le, Prevost, G., Gibert, P., and Chabrierie, O. (2014). Invasive host for invasive pest: when the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. *Agric. For. Entomol.* *16*, 251–259.
- Poyet, M., Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., and Chabrierie, O. (2015). The wide potential trophic niche of the Asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: the key of its invasion success in temperate Europe? *PLOS ONE* *10*, e0142785.
- Rambier, A. (1958). Les tétranyques nuisibles à la vigne, en France continentale. *Rev. Zool. Agric. Appliquée* *1–3*, 1–20.
- Rambla, J.L., Trapero-Mozos, A., Diretto, G., Rubio-Moraga, A., Granell, A., Gomez-Gomez, L., and Ahrazem, O. (2016). Gene-metabolite networks of volatile metabolism in Airen and Tempranillo grape cultivars revealed a distinct mechanism of aroma bouquet production. *Front. Plant Sci.* *7*, 1619.
- Rand, T.A., Tyljanakis, J.M., and Tschardtke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecol. Lett.* *9*, 603–614.
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S.A., and Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biol. Control* *90*, 148–156.
- Renkema, J.M., Buitenhuis, R., and Hallett, R.H. (2014). Optimizing Trap Design and Trapping Protocols for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.* *107*, 2107–2118.

- Renouf, V., Claisse, O., and Lonvaud-Funel, A. (2005). Understanding the microbial ecosystem on the grape berry surface through numeration and identification of yeast and bacteria. *Aust. J. Grape Wine Res.* *11*, 316–327.
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., and Bretagnolle, V. (2015). Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol. Appl.* *25*, 881–890.
- Revadi, S., Lebreton, S., Witzgall, P., Anfora, G., Dekker, T., and Becher, P. (2015). Sexual Behavior of *Drosophila suzukii*. *Insects* *6*, 183–196.
- Ricci, B., Franck, P., Toubon, J.-F., Bouvier, J.-C., Sauphanor, B., and Lavigne, C. (2009). The influence of landscape on insect pest dynamics: a case study in southeastern France. *Landscape Ecol.* *24*, 337–349.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., and Sisk, T.D. (2004). Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *35*, 491–522.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., et al. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature* *461*, 472–475.
- Rodriguez-Saona, C., Firbas, N., Hernández-Cumplido, J., Holdcraft, R., Michel, C., Palacios-Castro, S., and Silva, D.B. (2020). Interpreting Temporal and Spatial Variation in Spotted-Wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) Trap Captures in Highbush Blueberries. *J. Econ. Entomol.* *113*, 2362–2371.
- Rombaut, A., Guilhot, R., Xuéreb, A., Benoit, L., Chapuis, M.P., Gibert, P., and Fellous, S. (2017). Invasive *Drosophila suzukii* facilitates *Drosophila melanogaster* infestation and sour rot outbreaks in the vineyards. *R. Soc. Open Sci.* *4*, 170117.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea). *Ecol. Monogr.* *43*, 95–124.
- Rosas-Ramos, N., Banos-Picon, L., Tobajas, E., de Paz, V., Tormos, J., and Asis, J.D. (2018). Value of ecological infrastructure diversity in the maintenance of spider assemblages: A case study of Mediterranean vineyard agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* *265*, 244–253.
- Roschewitz, I., Thies, C., and Tschardt, T. (2005). Are landscape complexity and farm specialisation related to land-use intensity of annual crop fields? *Agric. Ecosyst. Environ.* *105*, 87–99.
- Rossi, V., Salinari, F., Poni, S., Caffi, T., and Bettati, T. (2014). Addressing the implementation problem in agricultural decision support systems: the example of vite.net®. *Comput. Electron. Agric.* *100*, 88–99.
- Rossi Stacconi, M.V., Amiresmaeli, N., Biondi, A., Carli, C., Caruso, S., Dindo, M.L., Francati, S., Gottardello, A., Grassi, A., Lupi, D., et al. (2018). Host location and dispersal ability of the cosmopolitan parasitoid *Trichopria drosophilae* released to control the invasive spotted wing *Drosophila*. *Biol. Control* *117*, 188–196.
- Rossi-Stacconi, M.V., Kaur, R., Mazzoni, V., Ometto, L., Grassi, A., Gottardello, A., Rota-Stabelli, O., and Anfora, G. (2016). Multiple lines of evidence for reproductive winter diapause in the invasive pest *Drosophila suzukii*: useful clues for control strategies. *J. Pest Sci.* *89*, 689–700.
- Rota-Stabelli, O., Blaxter, M., and Anfora, G. (2013). *Drosophila suzukii*. *Curr. Biol.* *23*, R8–R9.
- Roudié, P. (1984). Le vignoble bordelais : un monde en mouvement. *Rev. Géographique Pyrén. Sud-Ouest* *55*, 337–353.
- Rouzes, R., Delbac, L., Ravidat, M.L., and Thiery, D. (2012). First occurrence of *Drosophila suzukii* in the Sauternes vineyards. *J. Int. Sci. Vigne Vin* *46*, 145–147.
- Rundlöf, M., Persson, A.S., Smith, H.G., and Bommarco, R. (2014). Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities. *Biol. Conserv.* *172*, 138–145.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Roger-Estrade, J., and others (2010). Biological control of insect pests in agroecosystems: Effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a Review. *Adv. Agron.* *109*, 219–259.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Roger-Estrade, J., and Sarthou, J.P. (2012). Using landscape indicators to predict high pest infestations and successful natural pest control at the regional scale. *Landscape Urban Plan.* *105*, 62–73.
- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H.G., and Ekblom, B. (2013a). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *J. Appl. Ecol.* *50*, 345–354.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P., and Roger-Estrade, J. (2013b). Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agric. Ecosyst. Environ.* *166*, 118–125.
- Rusch, A., Delbac, L., Muneret, L., and Thiéry, D. (2015). Organic farming and host density affect parasitism rates of tortricid moths in vineyards. *Agric. Ecosyst. Environ.* *214*, 46–53.
- Rusch, A., Sentenac, G., and Thiéry, D. (2016a). Biodiversité fonctionnelle en viticulture et services de régulation naturelle des ravageurs : quels leviers d'action. In *Protection agroécologique des cultures*, (Versailles (France): Quae), pp. 162–166.
- Rusch, A., Binet, D., Delbac, L., and Thiery, D. (2016b). Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landscape Ecol.* *31*, 2163–2174.
- Rusch, A., Delbac, L., and Thiery, D. (2017). Grape moth density in Bordeaux vineyards depends on local habitat management despite effects of landscape heterogeneity on their biological control. *J. Appl. Ecol.* *54*, 1794–1803.
- Rust, M.K. (2003). Urban habitats. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 1157–1159.
- Sakia, R.M. (1990). The Box-Cox transformation technique: a review. *The Statistician* *41*, 169–178.

- Sampson, B.J., Stafne, E.T., Marshall-Shaw, D.A., Stringer, S.J., Mallette, T., Werle, C.T., and Larson, D. (2016). Environmental ethanol as a reproductive constraint on spotted wing drosophila and implications for control in Rubus and other fruits. In Xi International Rubus and Ribes Symposium, G.E. Fernandez, and K.E. Hummer, eds. pp. 411–418.
- Samways, M.J. (1995). Southern hemisphere insects: their variety and the environmental pressures upon them. In *Insects in a Changing Environment*, (London, UK: Academic Press), pp. 297–320.
- Santoemma, G., Mori, N., Tonina, L., and Marini, L. (2018). Semi-natural habitats boost *Drosophila suzukii* populations and crop damage in sweet cherry. *Agric. Ecosyst. Environ.* *257*, 152–158.
- Santoemma, G., Fioretto, D., Corcos, D., Mori, N., and Marini, L. (2019a). Spatial synchrony in *Drosophila suzukii* population dynamics along elevational gradients. *Ecol. Entomol.* *44*, 182–189.
- Santoemma, G., Trivellato, F., Caloi, V., Mori, N., and Marini, L. (2019b). Habitat preference of *Drosophila suzukii* across heterogeneous landscapes. *J. Pest Sci.* *92*, 485–494.
- Santos, L.A.O., Bischoff, A., and Fernandes, O.A. (2018). The effect of forest fragments on abundance, diversity and species composition of predatory ants in sugarcane fields. *Basic Appl. Ecol.* *33*, 58–65.
- dos Santos, L.A., Mendes, M.F., Kruger, A.P., Blauth, M.L., Gottschalk, M.S., and Garcia, F.R.M. (2017). Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *Plos One* *12*, e0174318.
- Sarswat, M., Sati, P.C., Dewan, S., and Fartyal, R.S. (2016). Implying quantitative ecology of *Drosophilid* fauna as a tool for biodiversity assessment - A case study along an altitudinal transect in the Garhwal region of Central Himalaya. *Trop. Ecol.* *57*, 637–647.
- Savary, S., Delbac, L., Rochas, A., Taisant, G., and Willocquet, L. (2009). Analysis of Nonlinear Relationships in Dual Epidemics, and Its Application to the Management of Grapevine Downy and Powdery Mildews. *Phytopathology* *99*, 930–942.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., et al. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol. Evol.* *22*, 465–471.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V., and Braak, C.J.F. ter (2008). Arthropod Assemblages Are Best Predicted By Plant Species Composition. *Ecology* *89*, 782–794.
- Schellhorn, N.A., Gagic, V., and Bommarco, R. (2015). Time will tell: resource continuity bolsters ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* *30*, 524–530.
- Schmidt, J.M., Whitehouse, T.S., Green, K., Krehenwinkel, H., Schmidt-Jeffris, R., and Sial, A.A. (2019a). Local and landscape-scale heterogeneity shape spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) activity and natural enemy abundance: Implications for trophic interactions. *Agric. Ecosyst. Environ.* *272*, 86–94.
- Schmidt, M., Jochheim, H., Kersebaum, K.-C., Lischeid, G., and Nendel, C. (2017). Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. *Agric. For. Meteorol.* *232*, 659–671.
- Schmidt, M., Lischeid, G., and Nendel, C. (2019b). Microclimate and matter dynamics in transition zones of forest to arable land. *Agric. For. Meteorol.* *268*, 1–10.
- Schowalter, T.D. (2016). *Insect Ecology: An Ecosystem Approach* (Oxford, UK: Academic Press).
- Scriber, J.M. (1981). Sequential diets, metabolic costs, and growth of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) feeding upon dill, lima bean, and cabbage. *Oecologia* *51*, 175–180.
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., et al. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* *8*, 14435.
- Sentenac, G., Rusch, A., Kreiter, S., Bouvier, J.-C., Thiéry, J., Delbac, L., Thiéry, D., Lavigne, C., Madejski, M., Guibault, P., et al. (2018). Biodiversité fonctionnelle : effet de l'environnement paysager d'une parcelle de vigne sur la régulation de ses ravageurs (BIOCONTROL). *Innov. Agron.* *63*, 139–161.
- Sérée, L., Rouzes, R., Thiéry, D., and Rusch, A. (2020). Temporal variation of the effects of landscape composition on lacewings (Chrysopidae: Neuroptera) in vineyards. *Agric. For. Entomol.* *22*, 274–283.
- Shearer, P.W., West, J.D., Walton, V.M., Brown, P.H., Svetec, N., and Chiu, J.C. (2016). Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *Bmc Ecol.* *16*, 11.
- Shields, M.W., Tompkins, J.-M., Saville, D.J., Meurk, C.D., and Wratten, S. (2016). Potential ecosystem service delivery by endemic plants in New Zealand vineyards: successes and prospects. *PeerJ* *4*, e2042.
- Sholes, O.D.V. (2008). Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. *J. Anim. Ecol.* *77*, 16–23.
- Shorrocks, B. (1977). An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* *26*, 335–345.
- Shorrocks, B., and Charlesworth, P. (1980). The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. *Ecol. Entomol.* *5*, 61–78.
- Shorrocks, B., and Rosewell, J. (1986). Guild Size in *Drosophilids*: A Simulation Model. *J. Anim. Ecol.* *55*, 527–541.
- Shrader, M.E., Burrack, H.J., and Pfeiffer, D.G. (2019). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Oviposition and Adult Emergence in Six Wine Grape Varieties Grown in Virginia. *J. Econ. Entomol.* *112*, 139–148.
- Siemann, E. (1998). Experimental Tests of Effects of Plant Productivity and Diversity on Grassland Arthropod Diversity. *Ecology* *79*, 2057–2070.

- Simberloff, D. (2003). Introduced insects. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 597–602.
- Simberloff, D., and Dayan, T. (1991). The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**, 115–143.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., et al. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 58–66.
- Simons, N.K., Weisser, W.W., and Gossner, M.M. (2016). Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. *Ecology* **97**, 754–764.
- Sipiczki, M. (2016). Overwintering of Vineyard Yeasts: Survival of Interacting Yeast Communities in Grapes Mummified on Vines. *Front. Microbiol.* **7**, 212.
- Skuhravá, M., Martínez, M., and Roques, A. (2010). Diptera. Chapter 10. *BioRisk* **4**, 553–602.
- Spiesman, B.J., Iuliano, B., and Gratton, C. (2020). Temporal resource continuity increases predator abundance in a metapopulation model: insights for conservation and biocontrol. *BioRxiv preprint*.
- Stacconi, M.V.R., Buffington, M., Daane, K.M., Dalton, D.T., Grassi, A., Kacar, G., Miller, B., Miller, J.C., Baser, N., Ioriatti, C., et al. (2015). Host stage preference, efficacy and fecundity of parasitoids attacking *Drosophila suzukii* in newly invaded areas. *Biol. Control* **84**, 28–35.
- Stamps, J. (2008). Habitat. In *Encyclopedia of Ecology*, S.E. Jørgensen, and B.D. Fath, eds. (Oxford, UK: Elsevier), pp. 1807–1810.
- Stanton, M.L. (1983). Spatial pattern in the plant community and their effects upon insect serach. In *Herbivorous Insects: Host-Seeking Behavior and Mechanisms*, (London, UK: Academic Press), pp. 125–156.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., and Tscharnke, T. (2002). Scale-Dependent Effects of Landscape Context on Three Pollinator Guilds. *Ecology* **83**, 1421–1432.
- Stephens, A.R., Asplen, M.K., Hutchison, W.D., and Venette, R.C. (2015). Cold Hardiness of Winter-Acclimated *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Adults. *Environ. Entomol.* **44**, 1619–1626.
- Stevens, V.M., Polus, E., Wesselingh, R.A., Schtickzelle, N., and Baguette, M. (2004). Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landsc. Ecol.* **19**, 829–842.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J., and Baguette, M. (2013). Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evol. Appl.* **6**, 630–642.
- Stewart, T.J., XinGeng, W., Molinar, A., and Daane, K.M. (2014). Factors limiting peach as a potential host for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Econ. Entomol.* **107**, 1771–1779.
- Straw, N.A. (1991). Resource limitation of tephritid flies on lesser burdock, *Arctium minus* (Hill) Bernh. (Compositae). *Oecologia* **86**, 492–502.
- Stuble, K.L., Rodriguez-Cabal, M.A., McCormick, G.L., Jurić, I., Dunn, R.R., and Sanders, N.J. (2013). Tradeoffs, competition, and coexistence in eastern deciduous forest ant communities. *Oecologia* **171**, 981–992.
- Sturtevant, H. (1921). *The North American species of Drosophila* (Lancaster PA: Carnegie Institution of Washington).
- Suffert, M., Wilstermann, A., Petter, F., Schrader, G., and Grousset, F. (2018). Identification of new pests likely to be introduced into Europe with the fruit trade. *EPP0 Bull.* **48**, 144–154.
- Summerville, K.S., and Crist, T.O. (2001). Effects of Experimental Habitat Fragmentation on Patch Use by Butterflies and Skippers (Lepidoptera). *Ecology* **82**, 1360–1370.
- Summerville, K.S., and Crist, T.O. (2004). Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* **27**, 3–12.
- Summerville, K.S., Veech, J.A., and Crist, T.O. (2002). Does variation in patch use among butterfly species contribute to nestedness at fine spatial scales? *Oikos* **97**, 195–204.
- Svercel, M., Christen, D., Moënné-Loccoz, Y., Duffy, B., and Défago, G. (2009). Effect of long-term vineyard monoculture on rhizosphere populations of pseudomonads carrying the antimicrobial biosynthetic genes *phlD* and/or *hcnAB*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **68**, 25–36.
- Swoboda-Bhattarai, K.A., McPhie, D.R., and Burrack, H.J. (2017). Reproductive Status of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Females Influences Attraction to Fermentation-Based Baits and Ripe Fruits. *J. Econ. Entomol.* **110**, 1648–1652.
- Szigeti, V., Kőrösi, Á., Harnos, A., Nagy, J., and Kis, J. (2016). Comparing two methods for estimating floral resource availability for insect pollinators in semi-natural habitats. *Ann. Société Entomol. Fr.* **NS 52**, 289–299.
- Tait, G., Grassi, A., Pfab, F., Crava, C.M., Dalton, D.T., Magarey, R., Ometto, L., Vezzulli, S., Rossi-Stacconi, M.V., Gottardello, A., et al. (2018). Large-scale spatial dynamics of *Drosophila suzukii* in Trentino, Italy. *J. Pest Sci.* **91**, 1213–1224.
- Tait, G., Cabianca, A., Grassi, A., Pfab, F., Oppedisano, T., Puppato, S., Mazzoni, V., Anfora, G., and Walton, V.M. (2020). *Drosophila suzukii* daily dispersal between distinctly different habitats. *Entomol. Gen.* **40**, 25–37.
- Takahashi, K.H., and Kimura, M.T. (2005). Intraspecific and interspecific larval interaction in *Drosophila* assessed by integrated fitness measure. *Oikos* **111**, 574–581.
- Tammaru, T., and Haukioja, E. (1996). Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics. *Oikos* **77**, 561–564.

- Tanabe, S. (2002). Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. *Ecol. Entomol.* *27*, 720–731.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., and Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* *68*, 571–573.
- Tela Botanica (2020). Tela Botanica, the french-speaking botanists network.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., and Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* *31*, 79–92.
- Theiller, M.-L. (2019). Mémento filière viti-vinicole, Edition 2019, Nouvelle Aquitaine. Agreste Nouvelle-Aquitaine INSEE.
- Thiéry, D., Brévault, T., Quilici, S., Dormont, L., and Schatz, B. (2013). Recherche de la plante hôte à distance. In *Interactions insectes-plantes*, (Versailles (France): Editions Quae), pp. 319–346.
- Thomson, L.J., and Hoffmann, A.A. (2009). Vegetation increases the abundance of natural enemies in vineyards. *Biol. Control* *49*, 259–269.
- Tiefenbrunner, D., and Tiefenbrunner, W. (2017). Some viticulturally relevant neozoans and related indigenous species in the surroundings of vineyards of the southwestern slopes of the Leithagebirge. Part 1: *Drosophila suzukii* and other Drosophilidae. *Mitteilungen Klosterneubg.* *67*, 97–112.
- Tilman, D. (1982). *Ressource competition and community structure* (Princeton, New-Jersey: Princeton University Press).
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., and Nowak, M.A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* *371*, 65–66.
- Timmeren, S. van, and Isaacs, R. (2014). *Drosophila suzukii* in Michigan vineyards, and the first report of *Zaprionus indianus* from this region. *J. Appl. Entomol.* *138*, 519–527.
- Tittensor, D.P., Walpole, M., Hill, S.L.L., Boyce, D.G., Britten, G.L., Burgess, N.D., Butchart, S.H.M., Leadley, P.W., Regan, E.C., Alkemade, R., et al. (2014). A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* *346*, 241–244.
- Tochen, S., Woltz, J.M., Dalton, D.T., Lee, J.C., Wiman, N.G., and Walton, V.M. (2016). Humidity affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberry. *J. Appl. Entomol.* *140*, 47–57.
- Tonina, L., Mori, N., Giomi, F., and Battisti, A. (2016). Development of *Drosophila suzukii* at low temperatures in mountain areas. *J. Pest Sci.* *89*, 667–678.
- Tonina, L., Mori, N., Sancassani, M., Dall’Ara, P., and Marini, L. (2018a). Spillover of *Drosophila suzukii* between noncrop and crop areas: implications for pest management. *Agric. For. Entomol.* *20*, 575–581.
- Tonina, L., Grassi, A., Caruso, S., Mori, N., Gottardello, A., Anfora, G., Giomi, F., Vaccari, G., and Ioriatti, C. (2018b). Comparison of attractants for monitoring *Drosophila suzukii* in sweet cherry orchards in Italy. *J. Appl. Entomol.* *142*, 18–25.
- Toxopeus, J., Jakobs, R., Ferguson, L.V., Garipey, T.D., and Sinclair, B.J. (2016). Reproductive arrest and stress resistance in winter-acclimated *Drosophila suzukii*. *J. Insect Physiol.* *89*, 37–51.
- Tscharntke, T. (1992). Fragmentation of Phragmites Habitats, Minimum Viable Population Size, Habitat Suitability, and Local Extinction of Moths, Midges, Flies, Aphids, and Birds. *Conserv. Biol.* *6*, 530–536.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., and Thies, C. (2003). Grassland habitats. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 481–485.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., and Thies, C. (2005a). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol. Lett.* *8*, 857–874.
- Tscharntke, T., Rand, T.A., and Bianchi, F. (2005b). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.* *42*, 421–432.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., Nouhuys, S. van, and Vidal, S. (2008). Reprint of “Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale” [*Biol. Control* *43* (2007) 294–309]. *Biol. Control* *45*, 238–253.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., and O’Neill, R.V. (2001). *Landscape Ecology in theory and practice. Pattern and process.* (New York, NY: Springer).
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., Gabola, F., and Chabrierie, O. (2020). The firethorn (*Pyracantha coccinea*), a promising dead-end trap plant for the biological control of the spotted-wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*). *Biol. Control* *150*, 104345.
- Van Timmeren, S., Diepenbrock, L.M., Bertone, M.A., Burrack, H.J., and Isaacs, R. (2017). A Filter Method for Improved Monitoring of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Larvae in Fruit. *J. Integr. Pest Manag.* *8*, 1–7.
- Vassilière, F. (1905). Service Départemental Agricole de la Gironde, Situation agricole de la Gironde. In *Rapports et Délibérations d’août 1905*, (Bordeaux, France: Conseil général de la Gironde), pp. 429–439.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., and Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* *166*, 110–117.
- Verpy, A., Gil, F., Mary, S., Delbac, L., and Thiéry, D. (2014). Temporal differences in *Lobesia botrana*’s lifecycle at local scale, the example of the Saint Emilion vineyard. *IOBC-WPRS Bull.* *105*, 197–204.
- Viala, P. (1885). *Les maladies de la vigne : peronospora, oïdium, anthracnose, pourridié, cottis, cladospodium, etc.* (Montpellier, France: Bibliothèque du Progrès Agricole et Viticole).

- Villa, M., Santos, S.A.P., Sousa, J.P., Ferreira, A., da Silva, P.M., Patanita, I., Ortega, M., Pascual, S., and Pereira, J.A. (2020). Landscape composition and configuration affect the abundance of the olive moth (*Prays oleae*, Bernard) in olive groves. *Agric. Ecosyst. Environ.* *294*, 106854.
- Vogelweith, F., and Thiéry, D. (2017). Cover crop differentially affects arthropods, but not diseases, occurring on grape leaves in vineyards. *Aust. J. Grape Wine Res.* *23*, 426–431.
- Vonlanthen, O., and Kehrl, P. (2015). Caractérisation et apparition des formes hivernale et estivale de *Drosophila suzukii*. *Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.* *47*, 318–323.
- Wang, X., Kacar, G., and Daane, K.M. (2019). Temporal Dynamics of Host Use by *Drosophila suzukii* in California's San Joaquin Valley: Implications for Area-Wide Pest Management. *Insects* *10*, 206.
- Wang, X.-G., Stewart, T.J., Biondi, A., Chavez, B.A., Ingels, C., Caprile, J., Grant, J.A., Walton, V.M., and Daane, K.M. (2016). Population dynamics and ecology of *Drosophila suzukii* in Central California. *J. Pest Sci.* *89*, 701–712.
- Wang, Y., Ma, Y., Zhou, D.-S., Gao, S.-X., Zhao, X.-C., Tang, Q.-B., Wang, C.-Z., and Loon, J.J.A. van (2017). Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: experiments with two closely related *Helicoverpa* species. *Sci. Rep.* *7*, 1–12.
- Watabe, H., and Beppu, K. (1977). *Drosophila* Survey of Hokkaido, **X X X III**.: Ovarian. *Zoology* *20*, 611–620.
- Wearing, C.H. (1997). Indicators of sustainable pest management in orchard production systems. *Proc. N. Z. Plant Prot. Conf.* *50*, 506–513.
- Weißinger, L., Schrieber, K., Breuer, M., and Müller, C. (2019). Influences of blackberry margins on population dynamics of *Drosophila suzukii* and grape infestation in adjacent vineyards. *J. Appl. Entomol.* *143*, 802–812.
- Werner, C.M., Stuble, K.L., Groves, A.M., and Young, T.P. (2020). Year effects: Interannual variation as a driver of community assembly dynamics. *Ecology* *101*, e03104.
- Wiens, J.A., Schooley, R.L., and Weeks, R.D. (1997). Patchy Landscapes and Animal Movements: Do Beetles Percolate? *Oikos* *78*, 257–264.
- Wilson, H., Miles, A.F., Daane, K.M., and Altieri, M.A. (2015). Vineyard proximity to riparian habitat influences Western grape leafhopper (*Erythroneura elegantula* Osborn) populations. *Agric. Ecosyst. Environ.* *211*, 43–50.
- With, K.A. (2002). The Landscape Ecology of Invasive Spread. *Conserv. Biol.* *16*, 1192–1203.
- With, K.A. (2004). Assessing the Risk of Invasive Spread in Fragmented Landscapes. *Risk Anal.* *24*, 803–815.
- With, K.A., Cadaret, S.J., and Davis, C. (1999). Movement Responses to Patch Structure in Experimental Fractal Landscapes. *Ecology* *80*, 1340–1353.
- Withers, P., and Allemand, R. (2012). Les *Drosophiles* de la région Rhone-Alpes (Diptera, Drosophilidae). *Bull. Société Entomol. Fr.* *117*, 473–482.
- Wolf, S., Boycheva-Woltering, S., Romeis, J., and Collatz, J. (2020). *Trichopria drosophilae* parasitizes *Drosophila suzukii* in seven common non-crop fruits. *J. Pest Sci.* *93*, 627–638.
- Woltz, J.M., Isaacs, R., and Landis, D.A. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agric. Ecosyst. Environ.* *152*, 40–49.
- Wood, D.L., and Storer, A.J. (2003). Forest habitats. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 442–454.
- Worthen, W.B., and McGuire, T.R. (1990). Predictability of ephemeral mushrooms and implications for mycophagous fly communities. *Am. Midl. Nat.* *124*, 12–21.
- Wu, J. (Jingle) (2019). Landscape Ecology. In *Encyclopedia of Ecology* (Second Edition), B. Fath, ed. (Oxford, UK: Elsevier), pp. 527–531.
- Yang, C.-H., Belawat, P., Hafen, E., Jan, L.Y., and Jan, Y.-N. (2008). *Drosophila* egg-laying site selection as a system to study simple decision-making processes. *Science* *319*, 1679–1683.
- Zerulla, F.N., Schmidt, S., Streitberger, M., Zebitz, C.P.W., and Zelger, R. (2015). On the overwintering ability of *Drosophila suzukii* in South Tyrol. *J. Berry Res.* *5*, 41–48.
- Zhou, Y., Ji, X., Gong, H., Gong, Z., and Liu, L. (2012). Edge detection depends on achromatic channel in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.* *215*, 3478–3487.
- Ziska, L.H., Blumenthal, D.M., Runion, G.B., Hunt, E.R., and Diaz-Soltero, H. (2011). Invasive species and climate change: an agronomic perspective. *Clim. Change* *105*, 13–42.
- Zuur, A.F., and Ieno, E.N. (2016). A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* *7*, 636–645.
- Zwick, P. (2003). Biogeographical patterns. In *Encyclopedia of Insects*, (Oxford, UK: Academic Press), pp. 94–103.

ANNEXES

Annexe 1 : Vigne et espèces invasives, une longue histoire (Cette annexe fera l'objet d'une publication scientifique en incorporant des éléments du paragraphe II-2 de l'Introduction)

A. Chronologie des invasions biologiques du vignoble bordelais depuis le milieu du 19e siècle.

On compte depuis le milieu du XIX^e siècle pas moins de seize invasions biologiques dans le vignoble bordelais. Les conditions sanitaires qu'elles vont générer vont changer la viticulture et la faire basculer dans le monde de la protection phytosanitaire.

1) *Erysiphe necator* (Fungi, Ascomycota)

Les premiers symptômes de l'oïdium de la vigne sont observés 1852 en France et à Bordeaux (Baudrimont, 1861; De la Vergne, 1858; Féret, 1878), mais il faudra attendre 1853 pour avoir des attaques généralisées et des pertes de récoltes en quantité et en qualité jusqu'en 1856 (Féret, 1878). *Erysiphe necator* est un champignon ectoparasite strictement inféodé au genre *Vitis* (Corio-Costet, 2007). Il se développe principalement à la surface des organes aériens chlorophylliens (Fig. 1b). Les vins issus des attaques d'oïdium émettent une odeur caractéristique de champignon (Darriet et al., 2002). La qualité des raisins et des vins s'en trouve affectée à des niveaux de sévérité de 25 à 50% ; le rendement quantitatif est réduit quant à lui à des niveaux de sévérité plus faibles en raison de la diminution du poids des raisins (Calonnec et al., 2004). Pour lutter contre la maladie, le soufre se révélera être un produit phytosanitaire efficace et sa généralisation en 1857 permettra d'enrayer rapidement la maladie (Baudrimont, 1861; De la Vergne, 1858; Féret, 1878). Ce produit minéral sera le seul utilisé comme produit phytosanitaire pendant trois décennies dans le vignoble français (Baudrimont, 1861; De la Blanchière, 1876; De la Vergne, 1858; Viala, 1885). Pour lutter contre cette maladie, le soufre sera utilisé en alternance avec le permanganate de potasse du début XX^e siècle à la seconde guerre mondiale (Branas, 1940; Capus, 1910a; Marsais, 1908). De nouvelles molécules issues de la chimie de synthèse apparaîtront par la suite pour lutter contre la maladie (Lhoste, 1955), non sans générer des problématiques de résistance du pathogène (Corio-Costet, 2007).

Actuellement de nouveaux cépages hybrides et résistants sont créés en France pour contrôler la maladie et commencent à se développer sur le territoire national (Guimier et al., 2019).



Figure. 1 : Symptômes caractéristiques sur grappes de : a) mildiou de la vigne & b) oïdium de la vigne, et c) adulte d'eudémis (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

2) *Daktulosphaira vitifoliae* (Hemiptera, Phylloxeridae)

Le phylloxéra est considéré comme le plus terrible ennemi de la vigne (Cazenave, 1889). Il va provoquer de profondes modifications des pratiques culturales en vignoble, notamment en France (Alonso Ugaglia et al., 2019; Carton et al., 2007). Les premiers signalements de cet insecte en France

datent de 1863 dans le Gard et en 1866 en Gironde ; foyers qui vont très rapidement se développer sur les départements limitrophes (De la Blanchière, 1876).

Cet hémiptère a été introduit d'Amérique du Nord (Delmotte et al., 2014). Le cycle biologique de cet insecte est très complexe, avec une phase aérienne et souterraine et une multitude de formes, mais dont la description complète est toujours sujette à débat scientifique (Forneck and Huber, 2009). Le développement des attaques sur les *Vitis vinifera* franc de pied a provoqué des dégâts considérables entraînant la mort de parcelles entières (Carton et al., 2007). On estime ainsi en 1904 en Gironde à 113 724 ha cumulés de parcelles détruites depuis le début de l'épidémie et la quasi généralisation du greffage pour contrôler les attaques de l'insecte lors de nouvelles plantations (Vassilière, 1905). Les changements de pratiques viticoles mais aussi œnologiques vont entraîner une crise majeure de la viticulture française en 1900 (Pouriau, 1901) : i) on note un recours important au sucrage des moûts pour compenser la perte en qualité issue des attaques du ravageur ; ii) le vignoble est partiellement rétabli suite à une grande phase de replantation des surfaces et l'introduction de cépages hybrides qui se caractérisent par un rendement plus élevé à l'hectare et une surproduction généralisée. Cette crise viticole sera considérée comme l'un des événements les plus graves de la vie agricole et de la vie économique de la France et se traduira par un malaise général dans le Midi (Génieys, 1905).

De nos jours, l'insecte est toujours présent dans le vignoble de Bordeaux et sa région (Muneret et al., 2018). Il a fait sa réapparition en 2002 avec des symptômes foliaires principalement sur merlot et cabernet-franc en sols limoneux (bord de cours d'eau) ou argileux (Delbac and Papura, 2015). L'impact n'est visible que sur la végétation (Fig. 2), avec parfois des ceps entiers de touchés (Delbac et al., 2013), néanmoins cela ne remet pas en cause la résistance-tolérance des porte-greffes. Ces attaques foliaires étaient historiquement connues dans la région sur les cépages hybrides et les parcelles de vigne de pieds-mère sensibles à la phase aérienne du cycle de l'insecte (Schvester, 1961). Cette symptomatologie risque de se généraliser en France avec le développement des cépages de vigne résistants en cours d'implantation (Delbac et al., 2019; Guimier et al., 2019).

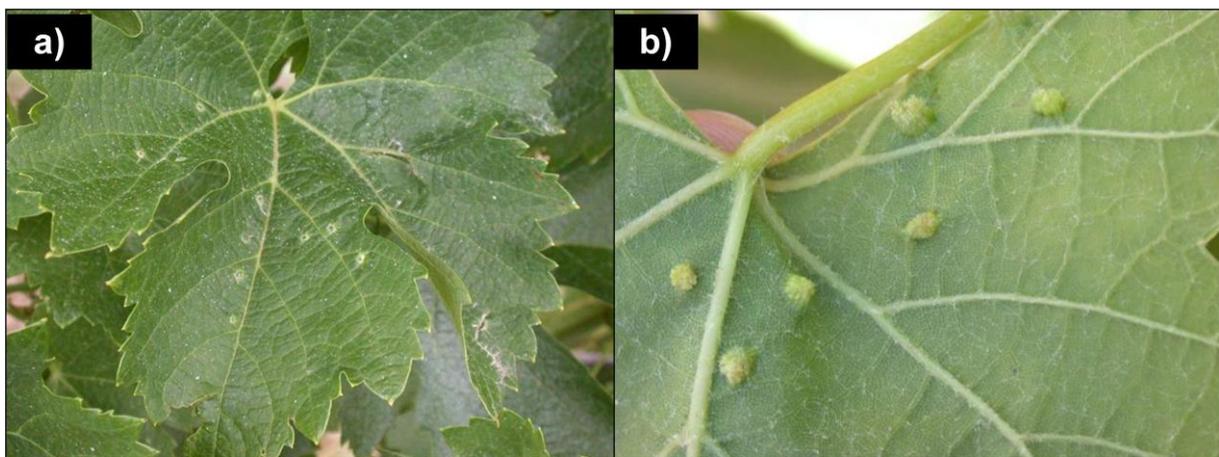


Figure 2 : Symptômes caractéristiques de la forme gallicolique du phylloxéra de la vigne sur cépage Merlot : a) face supérieure & b) face inférieure (crédit : Lionel DELBAC, INRAE).

3) *Plasmopara viticola* (Oomycota, Peronosporidae)

Le mildiou de la vigne est l'une des principales maladies de la vigne (Rossi et al., 2013). Il a été signalé pour la première fois en France en 1878, notamment en Gironde (Viala, 1885). Il s'est disséminé dans toutes les grandes régions viticoles du monde (Galet, 1977; Gessler et al., 2011; Lafon and Clerjeau,

1988). Les populations européennes du mildiou ont un faible niveau de diversité génétique en Europe, ce qui correspond à la présence d'un goulot d'étranglement au moment de l'introduction depuis son bassin d'origine nord américaine (Fontaine et al., 2013). L'agent responsable était anciennement classé parmi les champignons mais de nos jours il est classé au sein de la clade des chromistes (Luis et al., 2013). C'est un biotrophe obligatoire de la vigne qui a besoin d'eau libre pour effectuer son cycle biologique (Viennot-Bourgin, 1949). Tous les principaux cultivars de *Vitis vinifera* sont très sensibles au mildiou de la vigne (Yin et al., 2017). Il entraîne des dégâts quantitatifs (Fermaud et al., 2016; Savary et al., 2009) (Fig. 1a) et qualitatifs (Pons et al., 2018) très importants. Les pertes quantitatives sont supérieures à celle de l'oïdium (Savary et al., 2009), même dans les régions plus chaudes où l'oïdium se développe préférentiellement comme le sud-est de la France (Fermaud et al., 2016). Le mildiou de la vigne peut causer des pertes de rendement considérables, jusqu'à 100% (Savary et al., 2009). Pour y remédier, les traitements fongicides ont été jusqu'à récemment la seule méthode disponible pour lutter efficacement contre ce pathogène (Caffi et al., 2010; Gessler et al., 2011). L'application de cuivre a montré son intérêt pour lutter contre la maladie (Millardet, 1886). Ce produit minéral est resté la seule matière active utilisée contre la maladie pendant des décennies jusqu'à la seconde guerre mondiale (Arnaud and Arnaud, 1931; Branas, 1940; Capus, 1910b; Viala, 1893). Dès lors de nouvelles matières actives de synthèse ont été développées (Dubos, 1999; Roussel, 1958). Cependant, l'utilisation systématique de certains de ces produits chimiques a entraîné une résistance des populations du mildiou (Chen et al., 2007; Delmas et al., 2017), réduisant ainsi l'efficacité d'un nombre croissant de fongicides (Gessler et al., 2011). La résistance génétique des variétés de vigne apparaît alors comme une alternative efficace. Elle est au cœur de la sélection variétale actuelle en France et à l'étranger pour limiter, retarder ou empêcher le déroulement du cycle infectieux de l'agent pathogène (Delbac et al., 2019). Ces cépages de vigne résistants sont en cours d'implantation dans le vignoble (Guimier et al., 2019).

4) *Guignardia bidwellii* (Fungi, Ascomycota)

Le black-rot a été signalée pour la première fois en France dans l'Hérault en 1885 (Viala, 1887). La maladie s'est par la suite propagée assez rapidement pour atteindre le vignoble bordelais en 1888 (Cazenave, 1889). L'agent responsable est un champignon qui affectionne l'eau libre pour le déroulement de son cycle biologique (Dubos, 1999). A ce titre on retrouvera la maladie essentiellement dans les vignobles à climat pluvieux dont le sud-ouest (Davy et al., 2015). Les effets du pathogène sont faibles sur les feuilles et les rameaux mais peuvent entraîner des destructions complètes de grappes (Cazenave, 1889; Viala, 1887). La perte de récolte peut atteindre plus de la moitié de la récolte (Viala, 1887). C'est ainsi que la lutte contre ce pathogène s'est imposée et a été rendue possible à l'aide du cuivre (Cazenave, 1889). La lutte conjointe avec le mildiou, grâce à la même matière active efficace, limite la maladie (Arnaud and Arnaud, 1931; Branas, 1940; Capus, 1910a). Après 1950, de nouvelles matières actives de synthèse seront expérimentées et validées contre la maladie (Roussel, 1958). Ces produits seront communs à ceux de la lutte contre le mildiou et l'oïdium et le raisonnement de cette maladie passera au second plan (Dubos, 1999). Néanmoins, de nos jours, la maladie ressurgit avec le développement et l'implantation des nouveaux cépages résistants au mildiou et à l'oïdium mais qui ne sont pas porteurs de gènes de résistance contrôlant les infestations de black-rot (Guimier et al., 2019).

5) *Lobesia botrana* (Lepidoptera, Tortricidae)

L'eudémis de la vigne (Fig. 1c) est détectée pour la première fois en France en 1890 puis en 1891 en Gironde (Thiéry, 2008). Les premières attaques importantes d'eudémis en France sur la vigne datent de 1907 en Provence puis en 1911 en vignoble bordelais (Thiéry et al., 2015). L'insecte est actuellement en expansion dans le monde et colonise les vignes du continent américain depuis 2010 (États-Unis, Chili et Argentine) (Gilligan et al., 2011; López Plantey et al., 2019; Varela et al., 2010). L'arrivée de l'eudémis va supplanter les autres tordeuses autochtones, cochylys et pyrale, qui étaient les ravageurs principaux à l'époque (De la Blanchière, 1876; Thiéry et al., 2015).

L'insecte effectue plusieurs cycles reproducteurs par an (le nombre variant selon la latitude, en général 2 dans la moitié nord de la France et 3 voire 4 au Sud) (Delbac and Thiéry, 2016; Thiéry, 2008). Les dégâts directs de l'insecte se caractérisent par la destruction des boutons floraux puis des baies de raisin jusqu'à la vendange (Delbac and Thiéry, 2016), pouvant conduire à la destruction totale de récolte (Fermaud et al., 2016). Les blessures générées sur les baies par les larves favorisent également le développement de plusieurs champignons pathogènes de la grappe, comme i) *Botrytis cinerea*, responsable de la pourriture grise (Fermaud and Le Menn, 1989), et ii) *Aspergillus niger* ou *A. carbonarius*, responsables de pourritures noires productrices d'ochratoxine A (Cozzi et al., 2006). La lutte contre cet insecte va s'imposer rapidement et sera réalisée via divers produits d'origine naturelle ou de la chimie minérale qui seront les premiers insecticides utilisés au vignoble durant la saison végétative (Capus and Feytaud, 1910). Ces produits seront utilisés durant plusieurs décennies avec des restrictions pour certains (arséniates) suite à leur action sur la qualité des vins (Balachowsky and Mesnil, 1935; Feytaud, 1914, 1927). Les insecticides de synthèse se développeront dès la fin de la deuxième guerre mondiale (Chaboussou, 1958). La généralisation de leur utilisation va entraîner des effets négatifs, notamment cela va générer le développement des acaridés ravageurs tétranyques dont leurs ennemis naturels ont été éliminés (Rambier, 1958). De là vont apparaître une génération de produits phytosanitaires, les acaridés, qui vont être sur-utilisés jusqu'à la fin du 20^e siècle (Stockel, 2000). Malgré ces effets non-intentionnels, la lutte contre l'eudémis se réalise essentiellement avec des traitements insecticides bien que ceux-ci n'assurent pas une élimination totale des infestations (Civolani et al., 2014; Fermaud et al., 1993; Thiéry, 2005). On observe même l'apparition de phénomènes de résistance à certains produits insecticides (Civolani et al., 2014). De nouvelles techniques vont se développer dans différents pays européens telle la confusion sexuelle dans les années 80-90 (Roehrich and Schmid, 1979; Stockel et al., 1994). Cette technique est en pleine expansion contre les tordeuses de la grappe dans tous les vignobles (Thiéry and Delbac, 2011). Plusieurs innovations sont en cours pour l'améliorer (Thiéry et al., 2019). Actuellement le raisonnement de la gestion des ravageurs est d'abord dirigée contre l'eudémis dans la bordelais qui reste le premier ravageur d'importance qui ne soit pas de quarantaine (Delbac et al., 2006).

6) *Stictocephala bisonia* (Hemiptera, Membracidae)

La cicadelle bison est d'origine nord américaine, introduite en France suite au commerce de bois post crise phylloxérique (Boulard, 1978). Les premiers signalements de cet insecte remontent à 1918 dans le sud-est de la France (Hérault) (Lallemand, 1920). Sa présence dans le sud-ouest remonte à 1958 (Boulard, 1978). Les dégâts de cette cicadelle polyphage concernent la vigne, mais aussi les peupliers, les saules, les vergers et d'autres essences. Cet insecte bien que présent ne pose pas de problème particulier au vignoble en France. Il n'est même par référencé comme ravageur secondaire dans le dernier bilan sanitaire global réalisé pour la région de bordeaux (Delbac et al., 2015a).

7) *Scaphoideus titanus* (Hemiptera, Cicadellidae) et Flavescence dorée de la vigne (Mollicute, Acholeplasmatales)

Le phytoplasme de la Flavescence dorée (FD), qui génère une maladie grave de dégénérescence de la vigne, est la première Jaunisse de la vigne décrite en France dans la région de l'Armagnac (Gers) en 1952 (Schvester et al., 1961). La première manifestation de la maladie dans la zone est estimée vers 1948 (Hévin et al., 1978). La diffusion de la maladie à grande distance se fait par le transport de matériel végétal contaminé des bois de greffons ou de porte-greffes (Caudwell, 1988). Mais beaucoup de critères de la dispersion et de la dissémination de la maladie à plus courte distance, notamment intra et inter-parcellaire, laissent supposer une transmission par voie aérienne, c'est à dire une vexion via insecte (Schvester et al., 1961). Le rôle de *Scaphoideus titanus* (Fig. 3b) comme insecte vecteur de la FD a alors été confirmé (Schvester, 1963). Cet insecte a été signalé en France pour la première fois en 1958 dans le vignoble de Bordeaux et du sud-ouest (Bonfils and Schvester, 1960). Cet insecte est originaire du nord-est des Etats-Unis et du sud-est du Canada et a été probablement importé accidentellement lors de la crise phylloxérique (Maixner, 1992). Une seule introduction serait à l'origine de la grande majorité des populations européennes (Papura et al., 2012). Cette espèce univoltine (Chuche and Thiéry, 2014), représentait un nouveau taxon pour la France car elle n'était pas encore répertoriée en 1952 par Ribaut qui a écrit la première Faune de France des cicadelles (Della Giustina et al., 1989). L'hôte préférentiel de *S. titanus* est *Vitis riparia* (Chuche and Thiéry, 2014; Della Giustina, 1996; Lessio et al., 2007). Dans son bassin d'origine mais aussi en Europe, les adultes de l'insecte migrent des vignes sauvages en bordure de parcelles vers les vignes cultivées (Lessio et al., 2014; Maixner, 1992; Pavan et al., 2012). Le fait que cette cicadelle soit inféodée uniquement aux *Vitis* laissait envisager la faible possibilité du transport de la maladie sur vigne à partir d'autres hôtes réservoirs (Schvester et al., 1962). On supposait ainsi que le phytoplasme avait été introduit depuis l'Amérique du nord (Maixner, 1992) mais des travaux récents ont démontré le contraire (Malembic-Maher et al., 2020). Les plantes sauvages autochtones d'Europe constituent le réservoir originel du pathogène : le phytoplasme a été transmis à la vigne grâce aux insectes depuis l'environnement paysager à partir des aulnes via *Oncopis alni* (Hemiptera, Cicadellidae) (Maixner et al., 2000) mais aussi des clématites via *Dictyophara europea* (Hemiptera, Fulgoridae) (Filippin et al., 2009). Le phytoplasme responsable de la FD fait partie du groupe dit de la " Jaunisse de l'orme " (Seemüller et al., 1998). Cette maladie présente trois groupes génétiques : vectotype 1, vectotype 2 et vectotype 3 que l'on retrouve sur l'aulne et la clématite (Malembic-Maher et al., 2020). Néanmoins les deux hémiptères vecteurs initiaux, *O. alni* et *D. europea*, ne représentent actuellement qu'un risque minime dans la vexion actuelle de la maladie car l'épidémie de FD ne sévit sur la vigne que depuis l'introduction de *S. titanus* (Malembic-Maher et al., 2020). Des essais de transmission artificielle de la FD avaient été tentés avec d'autres hémiptères inféodés au genre *Vitis*, dont une majorité de cicadelles : aucun résultat positif n'avait été observé, renforçant le rôle primordial de *S. titanus* dans la vexion de la FD à la vigne (Carle and Moutous, 1967). Toutefois la transmission du pathogène a pu être démontré depuis en laboratoire pour *Euscelidius variegatus* (Hemiptera, Cicadellidae) de fève à fève et à d'autres plantes, ce qui interroge sur la possibilité d'avoir d'autres vecteurs potentiels dans la nature (Caudwell, 1988).

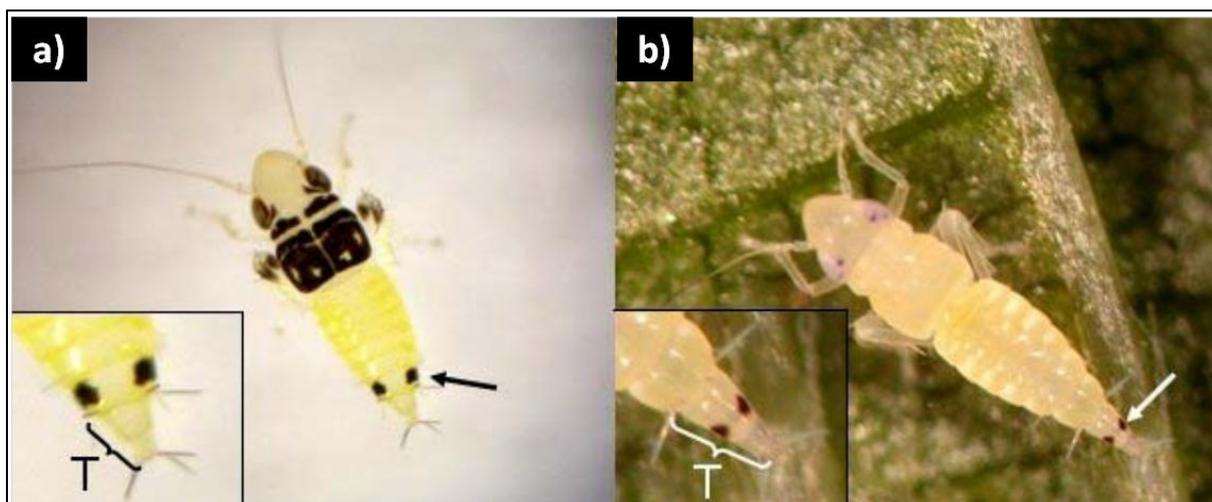


Figure 3 : Comparaison morphologique des larves de 1^{er} stade de *Phloegotettix cyclops* (a) et *Scaphoideus titanus* (b) (crédit : Julien Chucho, INRAE).

En conditions naturelles, il n'y a jamais de pullulation de *S. titanus* susceptible de produire des dégâts directs (Schvester et al., 1962). La nuisibilité de cette espèce se résume alors aux dégâts indirects que sont la transmission de la FD. La maladie entraîne elle une perte de récolte considérable et les dégâts sont irréductibles voire permanents (Schvester, 1969). Au niveau de la qualité, s'il y a une coulure tardive, la pulpe fibreuse et compacte devient amère et inutilisable (Caudwell, 1965). La croissance des plantes est inhibée et celles-ci ne font plus aucune réserve. Le non-aoûtement pose également un problème de taille hivernale (Caudwell, 1988). La menace d'épidémie est permanente en cas de présence de la maladie (Caudwell et al., 1974). Comme il n'y a pas de procédé de lutte directe contre les phytoplasmes et donc contre la FD, la lutte se résume essentiellement à des mesures prophylactiques rendues obligatoires par décrets ministériels et arrêtés préfectoraux : i) l'arrachage des parcelles abandonnées et des ceps contaminés car ils constituent une réserve de l'agent pathogène susceptible de faire repartir l'épidémie (Caudwell et al., 1974) ; ii) la rupture du cycle plante-vecteur du phytoplasme que seule une lutte insecticide permet d'enrayer (Sforza, 1998). Cette lutte insecticide est collective et conduite à l'aide de trois interventions : la première trente jours après le début des éclosions vise les larves (Fig. 3b), suivie à 15 jours par la seconde (Rouzet, 1987) et la troisième contre les adultes et les éclosions tardives en août (Ferron, 1996). Toutefois des aménagements sont permis par dérogation lors de la mise en place par les viticulteurs de Groupement de défense contre les organismes nuisibles (GDON) à l'échelle territoriale locale (Chucho et al., 2015). L'arrivée de la FD a de toute façon remis en cause la mise en pratique de la lutte raisonnée (Blanc, 1999) et l'ensemble des pratiques phytosanitaires viticoles (Chucho and Thiéry, 2014). Tous les schémas décisionnels de la lutte contre les ravageurs doivent prendre en compte cette nouvelle contrainte réglementaire (Delbac et al., 2006). En effet, la répétition des traitements insecticides au cours de l'année entraîne une disparition des auxiliaires et la remontée de certains ravageurs (Caudwell et al., 1974; Delbac et al., 2005; Moutous and Fos, 1977).

8) *Argyrotaenia ljunghiana* (Lepidoptera, Tortricidae)

L'eulia est un papillon dont le cycle biologique est proche de celui de l'eudémis (Galet, 1982). Cet insecte n'a été détecté en France que depuis les années 1950 dans le sud-est. Cette espèce n'est devenue une espèce viticole que depuis peu en Europe (Bovey, 1979). L'eulia s'attaque au feuillage au début de son stade larvaire à proximité du lieu où son œuf a été pondu, puis migre vers les

grappes favorisant ainsi le développement de la pourriture grise en fin de saison (Anonymous, 2002). En France, c'est surtout en Alsace que l'espèce est observée (Thiéry et al., 2001). En Gironde, l'espèce est peu présente par rapport aux autres tordeuses, l'eudémis ou la cochylis (Delbac et al., 2013, 2015b). A ce titre elle se maintient à l'état de trace dans le vignoble (Fermaud et al., 2013) et ne nécessite pas de lutte particulière.

9) *Metcalfa pruinosa* (Hemiptera, Flatidae)

Le flatide pruineux est observé pour la première fois dans la région Provence Alpes Côte d'Azur en 1985 (Della Giustina, 1986). Il a fait son apparition en 2006 dans le vignoble bordelais (Davidou et al., 2014). L'impact de cet insecte sur la vigne semble très limité (Davidou et al., 2014). Les niveaux de populations de l'insecte, maîtrisés par des lâchers du parasitoïde larvaire *Neodryinus typhlocybae* (Hymenoptera, Dryinidae) (Malausa et al., 2003), sont en voie de diminution depuis 2012 et deviennent anecdotiques actuellement en Gironde (Delbac et al., 2013; Thiéry et al., 2017).

10) *Ephestia parasitella* (Lepidoptera, Pyralidae)

Cette pyrale est une espèce couramment observée à la vendange en Italie et en Géorgie. Elle a été pour la première fois signalée en France dès 2006 en Pessac-Léognan (Bordeaux) (Xuereb et al., 2003). Cette pyrale a été à nouveau observée à de très faibles pourcentages à la vendange en 2009 dans le même secteur sur Villenave d'Ornon et en 2010 sur le secteur de Pauillac (Personal data).

11) *Phlogotettix cyclops* (Hemiptera, Cicadellidae)

Cette cicadelle ampélophage a été identifiée dans le vignoble bordelais (Gironde) pour la première fois sur la vigne en 2009 (Chuche, 2010). Cette espèce avait déjà été observée en 1987 en France dans le sud-est (Della Giustina et al., 1989). L'insecte ne présente pas de potentiel de vection de phytoplasme (Jarusch et al., 2001). Néanmoins sa présence peut entraîner des risques de confusion avec *Scaphoideus titanus* en raison de sa forte ressemblance au stade larvaire (Fig. 3), et ainsi conduire à une mauvaise évaluation des niveaux de population du vecteur de la Flavescence dorée (Chuche, 2010). Néanmoins, cette nouvelle espèce n'a plus été détectée dans le vignoble (Delbac et al., 2013).

12) *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae)

Originnaire d'Asie, cette mouche a été détectée en France en 2009. Elle a été observée en Gironde en 2011 dans le vignoble (Rouzes et al., 2012) et les premiers dégâts sur le raisin en 2013 (Delbac et al., 2014). Depuis, elle est suspectée d'être à l'origine de l'épidémie de pourriture acide qui a affectée l'ensemble du vignoble bordelais en 2014 (Delbac et al., 2017). Elle est maintenant clairement établie dans le paysage viticole et nécessite la vigilance des viticulteurs par l'intermédiaire de mesures prophylactiques (Delbac et al., 2020).

13) Pinot Noir Grapevine Virus (Virus, Betaflexiviridae)

Ce virus, PNGV, est transmissible par l'agent responsable de l'érinose *Colomerus vitis* (Acari, Eriophyidae). Il a été récemment identifié en France en 2014 (Gironde) (Beuve et al., 2015). Signalé pour la première fois en Italie en 2012, ce virus exprime des symptômes proches à similaires à ceux de l'enroulement de la vigne (Beuve et al., 2018). Il est en cours de surveillance (Comm. Pers. T. Candresse).

14) *Orientus ishidae* (Hemiptera, Cicadellidae)

Cette cicadelle a été identifiée en 2015 en Gironde sur la vigne (Thiéry et al., 2017). L'insecte a également montré sa capacité en laboratoire à transmettre la FD sur plante modèle, mais il présente néanmoins de très faibles capacités potentielles de transfert de la maladie à la vigne (Desqué et al., 2019). Il est en cours de surveillance (Comm. Pers. S. Malembic-Maher).

15 & 16) *Parthenolecanium persicae* (Hemiptera, Coccidae) & *Pseudococcus viburni* (Hemiptera, Pseudococcidae)

Jusqu'en 2015, seulement deux espèces de cochenilles, *Parthenolecanium corni* et *Neopulvinaria innumerabilis* (Hemiptera, Coccidae), étaient recensées en Gironde et aucune cochenille farineuse (Hemiptera, Pseudococcidae) (Delbac et al., 2013, 2015a). Depuis la cochenille farineuse *Pseudococcus viburni* a été signalée en 2016 pour la première fois en France dans le bourgeais-blavais (Gironde) (Binet et al., 2018a). *Parthenolecanium persicae* a, elle, été détectée en 2017 dans le libournais (Gironde) (Binet et al., 2018a). Il semble que cette dernière espèce était présente initialement, masquée en raison de confusion d'identification avec *P. corni*. Jusqu'à présent, les stratégies de lutte contre les cochenilles, dont la lutte insecticide était jugée peu efficace, étaient limitées aux zones très localisées présentant de fortes populations (Davidou and Delbac, 2014) ; la régulation naturelle étant même préférée à la lutte insecticide (Delbac et al., 2015a). Ce concept risque d'être remis en cause par la détection de ces deux nouvelles espèces d'autant que de nombreuses virus de l'enroulement de la vigne présents en France sont en général transmissibles par les cochenilles (Laveau and Lusson, 2015).

B. Quelles seront les problématiques de risques invasifs à l'avenir pour le vignoble bordelais ?

Un inventaire non exhaustif des espèces invasives potentielles peut être dressé en fonction du risque de leur introduction dans le vignoble bordelais, soit en raison de la proximité géographique des pays limitrophes où celles-ci sont installées, ou soit de leur présence déjà signalée dans d'autres régions viticoles en France. On peut les regrouper en trois classes d'organismes.

1) Virus

Il y a 87 virus sur la vigne, 57 sont européens et 28 non européens, et 3 d'origine inconnue (Bragard et al., 2019). Pour les virus non-UE, 15 virus risquent d'avoir un impact sur la vigne en cas d'introduction. Ce sont des virus avec une capacité de vexion par nématode ou insecte. On trouve par exemple le Grapevine vein clearing virus (GVCV) dont le vecteur potentiel est inconnu (mais transmission via cochenilles ou pucerons pour le genre *Badnavirus* dont fait partie ce pathogène), ou le Grapevine red blotch virus (GRBV), de la famille des Geminiviridae, vectée par une cicadelle membracide (*Spissistilus festinus*). Cette membracide n'est pas présente en France ni en Europe (<https://fauna-eu.org/> consulté le 01/04/2020) contrairement à sa cousine de la même sous-famille des Smilliinae et de la même tribu des Ceresini : *Stictocephala bisonia* (Lallemand, 1920). A noter que le GRBV se trouve également sur un hôte végétal alternatif, *Rubus sp.* Ce genre d'hôte est très présent autour des parcelles de vigne en France (notamment en Gironde et en Alsace) (Binet et al., 2018b; Delbac et al., 2020).

2) Bactéries

Philaenus spumarius (Hemiptera, Aphrophoridae) a été identifié en 2015 dans le vignoble de Bordeaux (Thiéry et al., 2017). Cet insecte est un des vecteurs de la maladie responsable des épidémies de *Xylella fastidiosa* sous-espèce *pauca* (Xanthomonadales, Xanthomonadaceae) qui affecte les oliviers en Italie (Saponari et al 2014). Cette espèce est aussi un vecteur potentiel pour la vigne de la maladie de Pierce (*Xylella fastidiosa* sous-espèce *fastidiosa*), comme beaucoup d'autres hémiptères (Redak et al., 2004). Cette souche qui affecte la vigne est présente en Europe depuis 2016 en Allemagne et 2017 en Espagne (Godefroid et al., 2019). Les modèles climatiques de prévisions des conditions d'adaptation du pathogène place l'Europe du sud comme une zone climatique très favorable à l'installation de la sous-espèce *fastidiosa*, notamment pour le pourtour méditerranéen, néanmoins un peu moins favorable pour la région de Bordeaux (Godefroid et al., 2019). Elle reste à ce titre très surveillée (Thiéry et al., 2017).

3) Insectes

Les Pyralidae sont parmi les papillons les plus problématiques à court terme, notamment *Cryptoblastes gnidiella* qui provoque de sévères dégâts dans le sud-est de la France depuis sa découverte en 1999 (Stef, 2015). Cette espèce polyphage et grégaire provoque de gros dégâts au vignoble en Italie où elle s'est propagée initialement et nécessite des traitements insecticides spécifiques (Bagnoli and Lucchi, 2001). Elle se nourrit de l'ensemble des constituants de la grappe et provoque parfois des pertes supérieures à la moitié de la récolte (Stef, 2015). Elle est surtout problématique car il est difficile de l'observer avant la période de la vendange où les dégâts sont soudainement spectaculaires.

Un autre papillon pourrait poser problème, la mineuse des feuilles *Antispila oinophylla* (Heliozelidae). Cette espèce n'est pas présente en France mais fait l'objet d'une surveillance (Thiéry et al., 2017). Les attaques de cet insecte détecté en 2007 en Italie peuvent être spectaculaire avec parfois la totalité du feuillage des ceps d'une parcelle de vigne touchés (Duso et al., 2011).

Au sein des hémiptères, *Jacobiasca lybica* et *Erasmoneura vulnerata* de la famille des Cicadellidae, sont les ravageurs du feuillage qui sont le plus à risques. La première, *J. lybica* est présente naturellement en Espagne (Ramirez-Davila and Porcayo-Camargo, 2008) et en Italie (Delrio et al., 2001). Cette espèce polyphage pique les nervures provoquant le dessèchement des feuilles de vigne et peut provoquer leur chute (Della Giustina et al., 1989). La deuxième, *E. vulnerata* est une espèce d'origine nord américaine qui a été identifiée en Italie en 2004 (Duso et al., 2019). Elle réalise des piqûres au stade larvaire mais aussi adulte dans le limbe des feuilles provoquant une diminution du feuillage actif et éjectant des fèces qui peuvent altérer la qualité du raisin.

Toujours chez les hémiptères, la punaise diabolique, *Halyomorpha halys*, de la famille des Pentatomidae est originaire d'Asie. Cette espèce très polyphage provoque des dégâts importants sur de nombreuses cultures, y compris la vigne (McPherson et al., 2017). Les dégâts peuvent être directs par piqûres sur le raisin entraînant la déformation et une perte de poids des baies (Smith et al., 2014). On retrouve également des dégâts indirects avec l'apparition de déviations aromatiques dans le vin lors de la récolte des insectes avec la vendange (Mohekar et al., 2017). Cet hémiptère a été détecté pour la première fois en Europe en 2004 au Lichtenstein (Anonymous, 2020). En France le premier signalement remonte en 2012 en Alsace (Streito et al., 2014). Depuis l'insecte s'est propagé

dans le pays et sa présence a été rapportée en 2018 en Gironde (Streito et al., 2020). Pour l'instant aucun signalement n'a été réalisé sur la vigne à Bordeaux.

Chez les mouches, *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) a été détectée en 2016 dans le sud-est de la France (Kremmer et al., 2017). Cette espèce représente un risque potentiel pour les cultures de fruits dont la vigne (Joshi et al., 2014), notamment par son interaction avec *D. suzukii* (Bernardi et al., 2017).

Références

- Alonso Ugaglia, A., Cardebat, J.-M., and Jiao, L. (2019). The French Wine Industry. In *The Palgrave Handbook of Wine Industry Economics*, A. Alonso Ugaglia, J.-M. Cardebat, and A. Corsi, eds. (Cham: Springer International Publishing), pp. 17–46.
- Anonymous (2002). Grapevine. *EPPO Bull.* 32, 371–392.
- Anonymous (2020). Halyomorpha halys (HALYHA)[Overview] EPPO Global Database.
- Arnaud, G., and Arnaud, M. (1931). *Traité de Pathologie Végétale, Tome 1, Maladies de la vigne* (Paris: Paul Lechevalier & Fils éditeurs).
- Bagnoli, B., and Lucchi, A. (2001). Bionomics of Cryptoblastes gnidiella Millière (Pyrilidae Phyticinae) in Tuscan vineyards. *IOBCWPRS Bull.* 24, 79–83.
- Balachowsky, A., and Mesnil, L. (1935). Les tordeuses de la vigne. In *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées : leurs moeurs, leur destruction.*, (Paris: Ministère de l'Agriculture), pp. 670–691.
- Baudrimont, A. (1861). *La vigne, l'oïdium, le vin* (Bordeaux, France: P. Chaumas Librairie-Editeur).
- Bernardi, D., Andreatta, F., Botton, M., Baronio, C.A., and Nava, D.E. (2017). Susceptibility and Interactions of *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Damaging Strawberry. *Neotrop. Entomol.* 46, 1–7.
- Beuve, M., Candresse, T., Tannières, M., and Lemaire, O. (2015). First Report of Grapevine Pinot gris virus (GPGV) in grapevine in France. *Plant Dis.* 99, 293–293.
- Beuve, M., Hily, J.-M., Alliaume, A., Reinbold, C., Le Maguet, J., Candresse, T., Herrbach, E., and Lemaire, O. (2018). A complex virome unveiled by deep sequencing analysis of RNAs from a French Pinot Noir grapevine exhibiting strong leafroll symptoms. *Arch. Virol.* 163, 2937–2946.
- Binet, D., Delbac, L., Gaudin, J., Thiéry, D., Hommay, G., and Herrbach, E. (2018a). Les cochenilles dans le vignoble bordelais. *Union Girondine Vins Bordx.* 1156, 45–46.
- Binet, D., Hommay, G., Reinbold, C., Tolle, P., Herrbach, E., Delbac, L., Rusch, A., and Thiéry, D. (2018b). La drosophile asiatique (*Drosophila suzukii*) dans le vignoble alsacien. Résultats d'une année de piégeage 2017-2018. *Vins Alsace* 10, 8–11.
- Blanc, M. (1999). Les cicadelles nuisibles à la vigne. In *Euroviti*, (Montpellier, France), pp. 49–53.
- Bonfils, J., and Schvester, D. (1960). Les cicadelles (Homoptera Auchenorrhyncha) dans leurs rapports avec la vigne dans le Sud-Ouest de la France. *Ann. Epiphyt.* 3, 325–336.
- Boulard, M. (1978). Un usurpateur démasqué : le Membracide-Bison [Hom. Membracidae]. *Bull. Société Entomol. Fr.* 83, 171–175.
- Bovey, R. (1979). *La défense des plantes cultivées. Traité pratique de phytopathologie et de zoologie agricole.* 7e Edition (Lausanne, Suisse: Payot).
- Bragard, C., Dehnen-Schmutz, K., Gonthier, P., Jacques, M.-A., Miret, J.A.J., Justesen, A.F., MacLeod, A., Magnusson, C.S., Milonas, P., Navas-Cortes, J.A., et al. (2019). Pest categorisation of non-EU viruses and viroids of *Vitis L.* *EFSA J.* 17, e05669.
- Branas, J. (1940). La lutte contre les ennemis de la vigne par les procédés chimiques. *Prog. Agric. Vitic.* 113, 402.
- Caffi, T., Rossi, V., and Bugiani, R. (2010). Evaluation of a Warning System for Controlling Primary Infections of Grapevine Downy Mildew. *Plant Dis.* 94, 709–716.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Poupot, C., Dubourdieu, D., and Darriet, P. (2004). Effects of *Uncinula necator* on the yield and quality of grapes (*Vitis vinifera*) and wine. *Plant Pathol.* 53, 434–445.
- Capus, J. (1910a). *Traité des maladies de la vigne : mildiou, black-rot, oïdium, pourriture grise, anthracnose* (Bordeaux, France: Féret & Fils).
- Capus, J. (1910b). *Recherches sur les maladies de la vigne en 1909 et la durée d'action des bouillies cupriques* (Cadillac, France: Imprimerie J. Laburthe).
- Capus, J., and Feytaud, J. (1910). *Viticulture : sur une méthode de traitement contre la cochylis et l'eudémis.* *Comptes Rendus Académie Sci. Extrait 23 mai 1910*, 2.
- Carle, P., and Moutous, G. (1967). Recherches sur d'éventuels vecteurs de la Flavescence dorée. *Ann. Epiphyt.* 18, 151–156.

- Carton, Y., Sorensen, C., Smith, J., and Smith, E. (2007). Une coopération exemplaire entre entomologistes français et américains pendant la crise du Phylloxera en France (1868–1895). *Ann. Société Entomol. Fr. NS* 43, 103–125.
- Caudwell, A. (1965). La biologie de la Flavescence dorée et les fondements des mesures préventives. *Bull. Tech. Inf. Ing. Serv. Agric.* 198, 1–12.
- Caudwell, A. (1988). Phytopathologie et cycle de la Flavescence dorée. Diagnostic par l'épreuve d'infectivité et par sérologie. In *Annales ANPP*, pp. 187–205.
- Caudwell, A., Moutous, G., Brun, P., Larrue, J., Fos, A., Blancon, G., and Schick, J.P. (1974). Les épidémies de Flavescence dorée en Armagnac et en Corse et les nouvelles perspectives de lutte contre le vecteur par des traitements ovicides d'hiver. *Bull. Tech. Inf.* 294, 1–12.
- Cazenave, A. (1889). *Manuel pratique de la culture de la vigne dans la Gironde*, 2e Edition (Bordeaux, France: Féret et Fils).
- Chaboussou, F. (1958). La lutte contre l'eudémis et la cochylis : état actuel de la question. *Rev. Zool. Agric. Appliquée* 1–3, 20–28.
- Chen, W.-J., Delmotte, F., Cervera, S.R., Douence, L., Greif, C., and Corio-Costet, M.-F. (2007). At Least Two Origins of Fungicide Resistance in Grapevine Downy Mildew Populations. *Appl. Environ. Microbiol.* 73, 5162–5172.
- Chuche, J. (2010). First description of the occurrence of the leafhopper Phlogotettix cyclops in a Bordeaux vineyard. *J Int Sci Vigne Vin* 44, 161–165.
- Chuche, J., and Thiéry, D. (2014). Biology and ecology of the Flavescence dorée vector Scaphoideus titanus: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 381–403.
- Chuche, J., Malembic-Maher, S., Verpy, A., Thiéry, D., and Laveau, C. (2015). Le phytoplasme de la Flavescence dorée et son vecteur, Scaphoideus titanus. *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 42–44.
- Civolani, S., Boselli, M., Butturini, A., Chicca, M., Fano, E.A., and Cassanelli, S. (2014). Assessment of Insecticide Resistance of Lobesia botrana (Lepidoptera: Tortricidae) in Emilia-Romagna Region. *J. Econ. Entomol.* 107, 1245–1249.
- Corio-Costet, M.-F. (2007). *Erysiphe necator (l'oïdium de la vigne)* (Paris: Lavoisier).
- Cozzi, G., Pascale, M., Perrone, G., Visconti, A., and Logrieco, A. (2006). Effect of Lobesia botrana damages on black aspergilli rot and ochratoxin A content in grapes. *Int. J. Food Microbiol.* 111, S88–S92.
- Darriet, P., Pons, M., Henry, R., Dumont, O., Findeling, V., Cartolaro, P., Calonnec, A., and Dubourdieu, D. (2002). Impact Odorants Contributing to the Fungus Type Aroma from Grape Berries Contaminated by Powdery Mildew (Uncinula necator); Incidence of Enzymatic Activities of the Yeast (Saccharomyces cerevisiae). *J. Agric. Food Chem.* 50, 3277–3282.
- Davidou, L., and Delbac, L. (2014). Les ravageurs secondaires de la vigne : quelle stratégie contre les cochenilles ? *Union Girondine Vins Bordx.* 1110, 62–64.
- Davidou, L., Delbac, L., and Crachereau, J.-C. (2014). Metcalfa pruinosa, dégradation de la qualité des vins ? *Union Girondine Vins Bordx.* 1116, 40–44.
- Davy, A., Raynal, M., Blancard, D., and Coulon, T. (2015). Black-rot (Guignardia bidwelli). *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 27–29.
- De la Blanchière, H. (1876). *Les ravageurs des vergers et de la vigne* (Paris: J. Rothschild éditeur).
- De la Vergne, F. (1858). *Guide du soufreur de la vigne*, 3e édition (Bordeaux, France: Th. Lafargue imprimeur libraire).
- Delbac, L., and Papura, D. (2015). Le phylloxéra de la vigne est toujours là... *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 69–70.
- Delbac, L., and Thiéry, D. (2016). Damage to grape flowers and berries by Lobesia botrana larvae (Denis & Schiffenüller) (Lepidoptera: Tortricidae), and relation to larval age: Larval age and damages by Lobesia botrana. *Aust. J. Grape Wine Res.* 22, 256–261.
- Delbac, L., Maille, E., Hivert, F., and Clerjeau, M. (2005). Influence des traitements à base de roténone sur les populations de Typhlodromes au vignoble. *Phytoma- Déf. Végétaux* 580, 42–45.
- Delbac, L., Brustis, J.-M., Delière, L., Cartolaro, P., Van Helden, M., Thiéry, D., and Clerjeau, M. (2006). Development of decision rules for pest vineyard management. *IOBCwrps Bull.* 29 (11), 41.
- Delbac, L., Rusch, A., and Thiéry, D. (2013). Bilan des niveaux de ravageurs de la vigne en Gironde en 2012. *Union Girondine Vins Bordx.* 1097, 39–44.
- Delbac, L., Rusch, A., Rouzes, R., Ravidat, M.-L., Launes, S., and Thiéry, D. (2014). Drosophila suzukii est-elle une menace pour la vigne ? *Phytoma* 679, 16–21.
- Delbac, L., Davidou, L., and Rouzes, R. (2015a). Les ravageurs secondaires de la vigne. *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 65–68.
- Delbac, L., Davidou, L., and Thiéry, D. (2015b). Les tordeuses de la grappe. *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 54–58.
- Delbac, L., Rouzes, R., Rusch, A., and Thiéry, D. (2017). Geographical area extension of Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae) in Bordeaux vineyards. *IOBCwrps Bull.* 128, 28–36.

- Delbac, L., Delière, L., Schneider, C., and Delmotte, F. (2019). Evidence for sexual reproduction and fertile oospore production by *Plasmopara viticola* on the leaves of partially resistant grapevine varieties. *Acta Hort.* 1248, 607–619.
- Delbac, L., Rusch, A., and Thiéry, D. (2020). Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes. *Entomol. Gen. In press*.
- Della Giustina, W. (1986). *Metcalfa pruinosa* (Say 1830), nouveauté pour la Faune de France [Horn. Flatidae]. *Bull. Société Entomol. Fr.* 91, 89–92.
- Della Giustina, W., Bonfils, J., and Le Quesne, W.J. (1989). Homoptères Cicadellidae (Paris: Institut national de la recherche agronomique).
- Della Giustina, W. (1996). Importance scientifique et agronomique des cicadelles en France. *Info-Zoo INRA* 11, 1–12.
- Delmas, C.E.L., Dussert, Y., Delière, L., Couture, C., Mazet, I.D., Cervera, S.R., and Delmotte, F. (2017). Soft selective sweeps in fungicide resistance evolution: recurrent mutations without fitness costs in grapevine downy mildew. *Mol. Ecol.* 26, 1936–1951.
- Delmotte, F., Papura, D., Rispe, C., Legeai, F., Jaquiéry, J., Breteau, A., Tagu, D., Powell, K.S., and Forneck, A. (2014). The grape *Phylloxera* genome sequencing project. *Acta Hort.* 1045, 15–19.
- Delrio, G., Lentini, A., and Serra, G. (2001). Spatial distribution and sampling of *Jacobiasca lybica* on grapevine. *IOBCWPRS Bull.* 24 (7), 211–216.
- Desqué, D., Salar, P., Danet, J.-L., Lusseau, T., Garcion, C., Moreau, E., Dubus, C., Dureuil, J., Delbac, L., Binet, D., et al. (2019). Impact of *Orientus ishidae* on Flavescence dorée emergence in the vineyards of riparian ecosystems. *Phytopathogenic Mollicutes* 9, 69–70.
- Dubos, B. (1999). *Maladies cryptogamiques de la vigne. Champignons parasites des organes herbacés et du bois de la vigne* (Bordeaux, France: Editions Féret).
- Duso, C., Pozzebon, A., Baldessari, M., and Angeli, G. (2011). Current status of grapevine leafminers in north-eastern Italy. *IOBCWPRS Bull.* 67, 203–206.
- Duso, C., Moret, R., Manera, A., Berto, D., Fornasiero, D., Marchegiani, G., and Pozzebon, A. (2019). Investigations on the Grape Leafhopper *Erasmoneura vulnerata* in North-Eastern Italy. *Insects* 10, 44.
- Féret, E. (1878). *Statistique générale du département de la Gironde. Tome 1 : partie topographique, scientifique, agricole, industrielle, commerciale et administrative* (Bordeaux, France: Féret & Fils).
- Fermaud, M., and Le Menn, R. (1989). Association of *Botrytis cinerea* with Grape Berry Moth Larvae. *Phytopathology* 79, 651–656.
- Fermaud, M., Giboulot, A., Le Gat, Y., and Speich, P. (1993). Incidence des niveaux de population de l'eudémis de la vigne (*Lobesia botrana*) de deuxième génération sur ceux de troisième génération. In *Annales ANPP*, (Montpellier, France), pp. 687–696.
- Fermaud, M., Delbac, L., Papura, D., Roudet, J., and Thiéry, D. (2013). Elaboration d'indicateurs de pilotage pour la protection de la grappe (vers de la grappe et *Botrytis*) et d'impact en lien avec des systèmes de culture à bas niveaux d'intrants (Villeneuve d'Ornon, France).
- Fermaud, M., Smits, N., Merot, A., Roudet, J., Thiéry, D., Wery, J., and Delbac, L. (2016). New multipest damage indicator to assess protection strategies in grapevine cropping systems: An indicator of multipest damage in grapevine. *Aust. J. Grape Wine Res.* 22, 450–461.
- Ferron, P. (1996). Le point sur la Flavescence dorée de la vigne. *Info-Zoo INRA* 11, 13–24.
- Feytaud, J. (1914). *Instruction pratique pour la défense contre la cochylis et l'eudémis*. *Bull. Société Etudes Vulg. Zool. Agric. avril (extrait)*, 5.
- Feytaud, J. (1927). *Contre l'eudémis et la cochylis*. *Rev. Zool. Agric. Appliquée juin (extrait)*, 4.
- Filippin, L., Jović, J., Cvrković, T., Forte, V., Clair, D., Toševski, I., Boudon-Padieu, E., Borgo, M., and Angelini, E. (2009). Molecular characteristics of phytoplasmas associated with Flavescence dorée in clematis and grapevine and preliminary results on the role of *Dictyophara europaea* as a vector. *Plant Pathol.* 58, 826–837.
- Fontaine, M.C., Austerlitz, F., Giraud, T., Labbé, F., Papura, D., Richard-Cervera, S., and Delmotte, F. (2013). Genetic signature of a range expansion and leap-frog event after the recent invasion of Europe by the grapevine downy mildew pathogen *Plasmopara viticola*. *Mol. Ecol.* 22, 2771–2786.
- Forneck, A., and Huber, L. (2009). (A)sexual reproduction – a review of life cycles of grape phylloxera, *Daktulosphaira vitifoliae*. *Entomol. Exp. Appl.* 131, 1–10.
- Galet, P. (1977). *Les maladies et les parasites de la vigne. Tome 1. Les maladies due à des végétaux*. (Montpellier: Le Paysan du Midi).
- Galet, P. (1982). *Les maladies et les parasites de la vigne – Tome 2 : les parasites animaux* (Montpellier, France: Paysans du Midi).
- Génieys, M. (1905). *La crise viticole méridionale* (Toulouse, France: Imprimerie & Librairie Edouard Privat).
- Gessler, C., Pertot, I., and Perazzolli, M. (2011). *Plasmopara viticola* : a review of knowledge on downy mildew of grapevine and effective disease management. *Phytopathol. Mediterr.* 50, 3–44.
- Gilligan, T.M., Epstein, M.E., Passoa, S.C., Powell, J.A., Sage, O.C., and Brown, J.W. (2011). Discovery of *Lobesia botrana* ([Denis & Schiffermüller]) in California: An Invasive Species New to North America (Lepidoptera: Tortricidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 113, 14–30.
- Godefroid, M., Cruaud, A., Streito, J.-C., Rasplus, J.-Y., and Rossi, J.-P. (2019). *Xylella fastidiosa*: climate suitability of European continent. *Sci. Rep.* 9, 8844.
- Guimier, S., Delmotte, F., Fabre, F., Mazet, I.D., Couture, C., Schneider, C., and Delière, L. (2019). OSCAR, a national observatory to support the durable deployment of disease-resistant grapevine varieties. *Acta Hort.* 1248, 21–33.

- Hévin, M., Moutous, G., Fos, A., and Rives, M. (1978). La transmission de la Flavescence dorée par greffage en vert est facile et suggère que cette maladie est distincte du Corky-Bark. *Monogr. INIA* 18, 227–229.
- Jarausch, W., Danet, J.L., Labonne, G., Dosba, F., Broquaire, J.M., Saillard, C., and Garnier, M. (2001). Mapping the spread of apricot chlorotic leaf roll (ACLR) in southern France and implication of *Cacopsylla pruni* as a vector of European stone fruit yellows (ESFY) phytoplasmas. *Plant Pathol.* 50, 782–790.
- Joshi, N.K., Biddinger, D.J., Demchak, K., and Deppen, A. (2014). First Report of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Commercial Fruits and Vegetables in Pennsylvania. *J. Insect Sci.* 14, 4.
- Kremmer, L., David, J., Borowiec, N., Thaon, M., Ris, N., Poirie, M., and Gatti, J.-L. (2017). The African fig fly *Zaprionus indianus*: a new invasive pest in France? *Bull. Insectology* 70, 57–62.
- Lafon, R., and Clerjeau, M. (1988). Downy mildew. In *Compendium of Grape Diseases*, (St Paul Minn: APS Press), pp. 11–13.
- Lallemand, V. (1920). Un Membracide [Hem.] nouveau pour la faune française. *Bull. Société Entomol. Fr.* 25, 53–53.
- Laveau, C., and Lusson, A. (2015). L'enroulement viral de la vigne. *Union Girondine Vins Bordx. Numéro spécial "La protection du vignoble : un enjeu économique et sociétal,"* 48–49.
- Lessio, F., Tedeschi, R., and Alma, A. (2007). Presence of *Scaphoideus titanus* on American grapevine in woodlands, and infection with "flavescence dorée" phytoplasmas. *Bull. Insectology* 60, 373–374.
- Lessio, F., Tota, F., and Alma, A. (2014). Tracking the dispersion of *Scaphoideus titanus* Ball (Hemiptera: Cicadellidae) from wild to cultivated grapevine: use of a novel mark–capture technique. *Bull. Entomol. Res.* 104, 432–443.
- Lhoste, J. (1955). Les tendances actuelles de la lutte chimique contre les parasites des cultures. *Rev. Zool. Agric. Appliquée* 54, 69–73.
- López Plantey, R., Papura, D., Couture, C., Thiéry, D., Pizzuolo, P.H., Bertoldi, M.V., and Lucero, G.S. (2019). Characterization of entomopathogenic fungi from vineyards in Argentina with potential as biological control agents against the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *BioControl* 64, 501–511.
- Luis, P., Gauthier, A., Trouvelot, S., Poinssot, B., and Frettinger, P. (2013). Identification of *Plasmopara viticola* Genes Potentially Involved in Pathogenesis on Grapevine Suggests New Similarities Between Oomycetes and True Fungi. *Phytopathology* 103, 1035–1044.
- Maixner, M. (1992). *Scaphoideus titanus* Ball, a possible vector of Grapevine Yellows on wild and cultivated grapes in North America. *Bull. OILB SROP* 15 (2), 43.
- Maixner, M., Reinert, W., and Darimont, H. (2000). Transmission of grapevine yellows by *Oncopsis alni* (Schrank) Auchenorrhyncha: Macropsinae. *Vitis* 39, 83–84.
- Malausa, J.-C., Giuge, L., and Fauvergue, X. (2003). Acclimatation et dispersion en France de *Neodryinus typhlocybae* (Ashmead) (Hymenoptera, Dryinidae) introduit pour lutter contre *Metcalfa pruinosa* (Say) (Hemiptera, Flatidae). *Bull. Société Entomol. Fr.* 108, 97–102.
- Malembic-Maher, S., Desqué, D., Khalil, D., Salar, P., Bergey, B., Danet, J.-L., Duret, S., Dubrana-Ourabah, M.-P., Beven, L., Ember, I., et al. (2020). When a Paelearctic bacterium meets a Nearctic insect vector: Genetic and ecological insights into the emergence of the grapevine Flavescence dorée epidemics in Europe. *PLOS Pathog.* 16, e1007967.
- Marsais, P. (1908). Les traitements de l'oïdium. *Rev. Vitic.* 29, 629–632.
- McPherson, E.G., Xiao, Q., van Doorn, N.S., de Goede, J., Bjorkman, J., Hollander, A., Boynton, R.M., Quinn, J.F., and Thorne, J.H. (2017). The structure, function and value of urban forests in California communities. *Urban For. Urban Green.* 28, 43–53.
- Millardet, A. (1886). Traitement du mildiou et du rot par le mélange de chaux et de sulfate de cuivre (Bordeaux, France: Féret).
- Mohekar, P., Osborne, J., Wiman, N.G., Walton, V., and Tomasino, E. (2017). Influence of Winemaking Processing Steps on the Amounts of (E)-2-Decenal and Tridecane as Off-Odorants Caused by Brown Marmorated Stink Bug (*Halyomorpha halys*). *J. Agric. Food Chem.* 65, 872–878.
- Moutous, G., and Fos, A. (1977). Résultats d'essais ovicides contre *Scaphoideus littoralis* Ball., cicadelle vectrice de la Flavescence dorée. *Rev. Zool. Agric. Pathol. Végétale* 76, 37–49.
- Muneret, L., Thiéry, D., Joubard, B., and Rusch, A. (2018). Deployment of organic farming at a landscape scale maintains low pest infestation and high crop productivity levels in vineyards. *J. Appl. Ecol.* 55, 1516–1525.
- Papura, D., Burban, C., Helden, M. van, Giresse, X., Nusillard, B., Guillemaud, T., and Kerdelhué, C. (2012). Microsatellite and Mitochondrial Data Provide Evidence for a Single Major Introduction for the Nearctic Leafhopper *Scaphoideus titanus* in Europe. *PLOS ONE* 7, e36882.
- Pavan, F., Mori, N., Bigot, G., and Zandigiacomo, P. (2012). Border effect in spatial distribution of Flavescence dorée affected grapevines and outside source of *Scaphoideus titanus* vectors. *Bull. Insectology* 65, 281–290.
- Pons, A., Mouakka, N., Deliere, L., Crachereau, J.C., Davidou, L., Sauris, P., Guilbault, P., and Darriet, P. (2018). Impact of *Plasmopara viticola* infection of Merlot and Cabernet Sauvignon grapes on wine composition and flavor. *Food Chem.* 239, 102–110.
- Pouriau, A. (1901). La crise de la viticulture française. PhD. Université de Paris, Faculté de droit.
- Rambier, A. (1958). Les tétranyques nuisibles à la vigne, en France continentale. *Rev. Zool. Agric. Appliquée* 1–3, 1–20.
- Ramirez-Davila, J.F., and Porcayo-Camargo, E. (2008). Distribución espacial de las ninfas de *Jacobiasca lybica* (Hemiptera: Cicadellidae) en un viñedo en Andalucía, España. *Rev. Colomb. Entomol.* 34, 169–175.

- Redak, R.A., Purcell, A.H., Lopes, J.R.S., Blua, M.J., Mizell III, R.F., and Andersen, P.C. (2004). The Biology of Xylem Fluid-Feeding Insect Vectors of *Xylella Fastidiosa* and Their Relation to Disease Epidemiology. *Annu. Rev. Entomol.* **49**, 243–270.
- Roehrich, R., and Schmid, A. (1979). Lutte intégrée en viticulture. Tordeuses de la grappe : Evaluation du risque, détermination des périodes d'intervention et recherche de méthodes de lutte biologique. In *Proceedings International Symposium of IOBC/WPRS on Integrated Control in Agriculture and Forestry*, (Wien, Austria), pp. 245–254.
- Rossi, V., Caffi, T., and Gobbin, D. (2013). Contribution of molecular studies to botanical epidemiology and disease modelling: grapevine downy mildew as a case-study. *Eur. J. Plant Pathol.* **135**, 641–654.
- Roussel, C. (1958). Essais de lutte contre le Black-Rot de la vigne en 1957. *Rev. Zool. Agric. Appliquée* **4–6**, 82–87.
- Rouzes, R., Delbac, L., Ravidat, M.L., and Thiery, D. (2012). First occurrence of *Drosophila suzukii* in the Sauternes vineyards. *J. Int. Sci. Vigne Vin* **46**, 145–147.
- Rouzet, J. (1987). Flavescence dorée 1987 (Montpellier, France: SRPV Languedoc-Roussillon).
- Savary, S., Delbac, L., Rochas, A., Taisant, G., and Willocquet, L. (2009). Analysis of Nonlinear Relationships in Dual Epidemics, and Its Application to the Management of Grapevine Downy and Powdery Mildews. *Phytopathology* **99**, 930–942.
- Schvester, D. (1961). Contribution à la mise au point de méthodes de lutte contre la forme gallicole du phylloxéra de la vigne : *Phylloxera vitifolii* Fitch. *Ann. Epiphyt.* **12**, 101–114.
- Schvester, D. (1963). Génèse des symptômes et caractères de propagation de la Flavescence dorée de la vigne. *Ann. Epiphyt.* **14**, 167–174.
- Schvester, D. (1969). Traitements insecticides et guérison des vignes atteintes de Flavescence dorée. *Ann. Zool. Ecol. Anim.* **1**, 467–494.
- Schvester, D., Carle, P., and Moutous, G. (1961). Sur la transmission de la Flavescence dorée des vignes par une cicadelle. *CR Académie Agric. Fr.* **47**, 1021–1024.
- Schvester, D., Moutous, G., Bonfils, J., and Carle, P. (1962). Etude biologique des cicadelles de la vigne dans le sud-ouest de la France. *Ann. Epiphyt.* **13**, 205–237.
- Seemüller, E., Marcone, C., Lauer, U., Ragazzino, A., and Göschl, M. (1998). Current status of molecular classification of the phytoplasmas. *J. Plant Pathol.* **80**, 3–26.
- Sforza, R.F.H. (1998). Epidémiologie du Bois noir de la vigne : recherche d'insectes vecteurs et biologie de *Hyalesthes obsoletus* Sign. (Hemiptera Cixiidae) ; évolution de la maladie et perspective de lutte. Ph.D. Paris VI.
- Smith, J.R., Hesler, S.P., and Loeb, G.M. (2014). Potential Impact of *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) on Grape Production in the Finger Lakes Region of New York. *J. Entomol. Sci.* **49**, 290–303.
- Stef, C. (2015). Un nouveau ravageur dans le midi. *La Vigne* **275**, 36–37.
- Stockel, J. (2000). Lépidoptères du groupe des tordeuses : l'eudémis. In *Ravageurs de la vigne*, (Bordeaux, France: Féret), pp. 151–169.
- Stockel, J., Schmitz, V., Lecharpentier, P., Roehrich, R., Torres Vila, M., and Neuman, U. (1994). La confusion sexuelle chez l'eudémis *Lobesia botrana* (Lepidoptera Tortricidae) : bilan de 5 années d'expérimentation dans un vignoble bordelais. *Agronomie* **2**, 71–82.
- Streito, J.C., Rossi, J.P., Haye, T., Hoelmer, K., and Tassus, X. (2014). La punaise diabolique à la conquête de la France. *Phytoma- Déf. Végétaux* **677**, 26–30.
- Streito, J.-C., Chartois, M., Pierre, É., and Rossi, J.-P. (2020). Beware the brown marmorated stink bug! *IVES Tech. Rev. Vine Wine* **10.20870/IVES-TR.2020.3304**.
- Thiéry, D. (2005). Vers de la grappe : les connaître pour s'en protéger (Bordeaux, France: Vigne & Vin Publications Internationales).
- Thiéry, D. (2008). Les tordeuses nuisibles à la vigne. In *Ravageurs de la vigne*, 2e Edition, (Bordeaux, France: Féret), pp. 214–246.
- Thiéry, D., and Delbac, L. (2011). Phéromones et confusion sexuelle en vignoble. *Union Girondine Vins Bordx.* **1076**, 38–43.
- Thiéry, D., Xuéreb, A., Villemant, C., Sentenac, G., Delbac, L., and Kuntzman, P. (2001). Les parasites larvaires de tordeuses de vignobles : aperçu de quelques espèces présentes dans 3 régions viticoles françaises. *IOBCwrps Bull.* **24 (3)**, 135–142.
- Thiéry, D., Delbac, L., and Davidou, L. (2015). Eudémis et cochylis : du neuf sur ces ravageurs ancestraux. *Phytoma- Déf. Végétaux* **688**, 28–32.
- Thiéry, D., Binet, D., Auriol, A., Danet, J.-L., Rouzes, R., Delbac, L., Chuche, J., El Mir, M., Bastiat, C., Garcion, C., et al. (2017). Projet de recherches RIVA (Risques d'Invasions en Vignobles Aquitains) : la présence confirmée d'*Orientalis ishidae*, vecteur potentiel de la flavescence dorée (Bordeaux, France).
- Thiéry, D., Delbac, L., and Frouin, L. (2019). La confusion sexuelle, une alternative crédible aux insecticides. *Phytoma- Déf. Végétaux* **728**, 45–50.
- Varela, L.G., Smith, R.J., Cooper, M.L., and Hoenisch, R.W. (2010). European grapevine moth, *Lobesia botrana*, in Napa Valley vineyards. *Pract. Winery Vineyard March/April*, 1–5.
- Vassilière, F. (1905). Service Départemental Agricole de la Gironde, Situation agricole de la Gironde. In *Rapports et Délibérations d'août 1905*, (Bordeaux, France: Conseil général de la Gironde), pp. 429–439.
- Viala, P. (1885). Les maladies de la vigne : peronospora, oïdium, anthracnose, pourridié, cottis, cladosporium, etc. (Montpellier, France: Bibliothèque du Progrès Agricole et Viticole).

Viala, P. (1887). Les maladies de la vigne, 2e edition (Montpellier, france: Bureaux du Progrès Agricole et Viticole).

Viala, P. (1893). Les maladies de la vigne, 3e Edition (Montpellier, france: Bibliothèque du Progrès Agricole et Viticole).

Viennot-Bourgin, G. (1949). Les champignons parasites de plantes cultivées (Paris: Masson & Cie).

Xuereb, A., Mautrait, E., Laguerre, M., and Thiéry, D. (2003). Une pyrale polyphage pouvant causer des dégâts au vignoble. *Ephestia parasitella* (Lepidoptera Pyralidae Phyticinae) est présente dans le bordelais. *Phytoma- Déf. Végétaux* 559, 30–32.

Yin, L., An, Y., Qu, J., Li, X., Zhang, Y., Dry, I., Wu, H., and Lu, J. (2017). Genome sequence of *Plasmopara viticola* and insight into the pathogenic mechanism. *Sci. Rep.* 7, 46553.



Seasonal variation of Drosophilidae communities in viticultural landscapes



Lionel Delbac^{a,*}, Adrien Rusch^a, Delphine Binet^{a,b,c}, Denis Thiéry^a

^aSAVE, INRAE, Bordeaux Science Agro, ISVV, Villenave d'Ornon, France

^bSVQV, INRAE, Université de Strasbourg, Colmar, France

^cALTOPICTUS, Mérignac, France

Received 26 November 2019; accepted 6 August 2020
Available online 10 August 2020

Abstract

Studies at the landscape scale are important to understand insect population and community dynamics. Despite numerous studies on the effects of landscape context on phytophagous insect communities, few studies were conducted on fruit flies and the seasonal variation in the effects of landscape context remains poorly explored. Here, we investigate how landscape composition affects Drosophilidae communities in vineyards and how these effects vary over time. To do this, we sampled Drosophilidae communities in 20 vineyards selected along a gradient of proportion cover of semi-natural habitats in the landscape over a whole year in southwestern France. We found an overall positive effect of increasing proportion of semi-natural habitats in the landscape on abundance of drosophilid species but not on the rarefied species richness. We also found strong seasonal changes in community composition with a major temporal differentiation between the two dominant species of the community, *Drosophila subobscura* and *Drosophila suzukii*. Our study revealed that the composition of the Drosophilidae communities in vineyards is strongly influenced by the proportion of semi-natural habitats and the time of year. Our results suggest that the variation in space and time of key resources such as host plants or overwintering habitats in the landscape is a key factor affecting community composition of Drosophilidae in crops.

© 2020 Gesellschaft für Ökologie. Published by Elsevier GmbH. All rights reserved.

Keywords: Drosophilidae; Grapevine; Biodiversity analysis; Community ecology; Semi-natural habitat; Landscape

Introduction

Agricultural intensification manifested by the intensive use of agrochemical inputs, the fragmentation of semi-natural habitats or low crop diversity is a major factor affecting biodiversity dynamics in agricultural landscapes. Semi-natural habitats like grasslands, forests or hedgerows, are often seen as key habitats for a wide range of animal species such as for birds (Mühlner, Kormann, Schmidt-Entling, Herzog

& Bailey, 2010), insects (Ellis, Feltham, Park, Hanley & Goulson, 2017) and spiders (Clough, Kruess, Kleijn & Tschamke, 2005). These habitats provide key resources for these organisms such as nesting or overwintering sites, refuges from disturbance, as well as food or host sources (Rusch, Valantin-Morison, Sarthou & Roger-Estrade, 2010). It is now well demonstrated that exploring how landscape structure, both in terms of composition and configuration, affects population and community dynamics in agricultural landscapes provides relevant information about how species exploit their resources and disperse through their environment (Fahrig et al., 2011).

*Corresponding author.
E-mail address: lionel.delbac@inrae.fr (L. Delbac).



Temporal dynamics of *Drosophila suzukii* in vineyard landscapes

Lionel Delbac*, Adrien Rusch, and Denis Thiéry

SAVE, INRAE (French National Research Institute For Agriculture, Food And Environment), Bordeaux Science Agro, ISVV, Villenave d'Ornon, France

* Corresponding author: lionel.delbac@inrae.fr

With 1 figure and 2 tables

Abstract: *Drosophila suzukii* is an invasive pest which became a serious threat to stone and berry fruit production in Europe. Knowledge about the host range of this pest and the effect of the succession of available hosts over time is however lacking in vineyard landscapes. Our study aimed to evaluate the host range of *D. suzukii* throughout the year in a vineyard-dominated area. We assessed egg deposition and emergence on nine wild and cultivated plant species sampled in twenty vineyard landscapes during two years. The temporal dynamics of *D. suzukii* presence was observed on five fruit species (*Viscum album* L., *Prunus avium* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus fruticosus* L. *aggr.* and *Vitis vinifera* L. cv. Merlot) with different phenologies. Infestations on host plants depended on the season and the proportion of other fruits species in the landscape around the vineyard plots. The data collected enabled us to provide estimates of the population dynamics among different hosts and generations of the pest and to propose a pattern of temporal succession of host plant species adapted to our regional and agroecological context.

Keywords: Spotted Wing Drosophila, Drosophilidae, grapevine, population dynamics, host range

1 Introduction

Biological invasions currently cause major ecological and economical impacts at the global scale (Arim et al. 2006; Ziska et al. 2011) and are particularly threatening the agricultural production sector (Biondi et al. 2018; Drechsler et al. 2016; Lurgi et al. 2016; Seebens et al. 2017). One of the major challenges in the management of invasive species is to understand the spatiotemporal dynamics of the colonization to be able to predict potential future area of establishment and to provide operational guidelines for the management of invasive species.

Since 2008 in Europe, the Spotted Wing Drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), has invaded most western countries, originating from South-East Asia, and now threatening the production of several crops (Asplen et al. 2015). This species is a highly polyphagous pest attacking healthy fruit before ripening, unlike other drosophila which exploit ripe or post ripening fruits (Rota-Stabelli et al. 2013). Apart from other fruit flies, the female is able to pierce the hard skin of soft and stone fruit thanks to its ovipositor making fruits unmarketable (Hamby et al. 2016). The recent invasion of *D. suzukii* resulted in yield losses that

can reach 80% of the production for stone fruits and red berries (Baker et al. 2010; Lee et al. 2011b). On grape, *D. suzukii* affects the harvest in quantity and quality since 2011 in several European vineyards (Delbac et al. 2014, 2017; Kehrl et al. 2014; Linder et al. 2015; Marchand 2015; Marchesini et al. 2014; Mori et al. 2014). The direct harmfulness of this insect is linked to its unique ability within its taxonomic group to pierce the thick skin of the grape berry (Atallah et al. 2014). Moreover, field and lab experiments confirm the ability of *D. suzukii* to develop sour rot epidemics on its own or as a pioneering species to other *Drosophila* species associated with sour rot epidemics (Ioriatti et al. 2018; Rombaut et al. 2017; Entling & Hoffmann 2020). Sour rot impacts the chemical composition and quality of berries, must and wine (Barata et al. 2011a, b, 2012) going as far as the rejection by consumers of such wines (Campo et al. 2012). *Drosophila suzukii* can thus be considered as a serious pest to grapes, and rigorous sorting of the bunches are therefore necessary to eliminate those affected by the disease and avoid these qualitative alterations (Marchand 2015) leading to increased production costs (Linder et al. 2015).

The invasive and establishment success of *D. suzukii* is expected to be the result of new ecological active colonization,

Annexe 4 : Signalement des espèces de Drosophilidae du vignoble en France

Espèces	Signalement géographique		
	Région de Bordeaux	Sud-ouest de la France	France
<i>Amiota alboguttata</i>	-	-	(6)
<i>Chymomyza amoena</i>	-	-	(6)
<i>Drosophila ambigua</i>	-	-	(6)
<i>Drosophila bifasciata</i>	-	(3)	(6)
<i>Drosophila busckii</i>	(1)	-	(6)
<i>Drosophila hydei</i>	-	-	(6)
<i>Drosophila immigrans</i>	(1)	-	(6)
<i>Drosophila kuntzei</i>	-	(3, 5)	(6)
<i>Drosophila melanogaster</i>	(1, 2)	(3)	(6)
<i>Drosophila simulans</i>	(1, 2)	-	(6)
<i>Drosophila subobscura</i>	(1, 2)	(3)	(6)
<i>Drosophila sukuzii</i>	(2,4)	-	(6)
<i>Drosophila testacea</i>	-	(3, 5)	(6)
<i>Drosophila transversa</i>	-	(5)	(6)
<i>Drosophila tristis</i>	-	(3)	(6)
<i>Gitona distigma</i>	-	-	(6)
<i>Hirtodrosophila cameraria</i>	-	(5)	(6)
<i>Phortica variegata</i>	-	-	(6)

(1) : Capy, P., David, J., Carton, Y., Pla, E., and Stockel, J. (1987). Grape breeding *Drosophila* communities in Southern France - short-range variation in ecological and genetic-structure of natural-populations. *Acta Oecologica-Oecologia Gen.* 8, 435–440.

(2) : Delbac, L., Rouzes, R., Rusch, A., and Thiéry, D. (2017). Geographical area extension of *Drosophila sukuzii* (Diptera: Drosophilidae) in Bordeaux vineyards. *IOBCwrps Bull.* 128, 28–36.

(3) : Hardon, E., Burla, H., Gloor, H., and Ernst, F. (1952). Beitrag zur kenntnis der drosophila-fauna von südwest-Europa. *Z. Fox Indukt Abstamm.- Vererbungslehre* 84, 133–163.

(4) : Rouzes, R., Delbac, L., Ravidat, M.L., and Thiery, D. (2012). First occurrence of *Drosophila sukuzii* in the Sauternes vineyards. *J. Int. Sci. Vigne Vin* 46, 145–147.

(5) : Shorrocks, B. (1977). An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* 26, 335–345.

(6) : Withers, P., and Allemand, R. (2012). Les *Drosophiles* de la région Rhone-Alpes (Diptera, Drosophilidae). *Bull. Société Entomol. Fr.* 117, 473–482.

Annexe 5 : DELBAC L., RUSCH A., BINET D., THIERY D., 2018. Role of host plant distribution at the landscape level on *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) colonization in vineyards. In Abstract Booklet Talks Posters SFEcologie2018 (Rennes, France: Société Française d'Ecologie et d'Evolution), p.662

Landscape Ecology

Role of host plant distribution at the landscape level on *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera:Drosophilidae) colonization in vineyards

Lionel Delbac ¹, Adrien Rusch ¹, Delphine Binet ², Denis Thiéry ¹

¹ Unité Mixte de Recherche Santé et Agroécologie du Vignoble – Institut National de la Recherche Agronomique : UMR1065, Institut des Sciences de la Vigne et du Vin (ISVV) – France

² Santé de la vigne et qualité du vin (SVQV) – Institut National de la Recherche Agronomique : UMR_A1131, université de Strasbourg – France

Insect movements are partly governed by landscape context and especially by abundance and spatial configuration of host patches. *Drosophila suzukii* (DS) is a polyvoltine invasive fruit fly species attacking several plants including grapevine. Our study aims at analyzing how the distribution of alternative host plants in the landscape affects the colonization of vineyard plots. We selected 20 vineyards in Saint-Emilion area to build a gradient of landscape composition in terms of alternative resources for DS. We digitalized the land use around each vineyard in a radius of 100 m and surveyed all patches of alternative resources. We calculated various landscape composition or configuration indices to quantify landscape context. Population monitoring of the flies was carried out by: i) trapping adults along a gradient of distance to the edge at 4 dates in 2016; ii) sampling bunches at 4 different dates up to harvest and at different distances in the plot to monitor infestation levels on grape. *Drosophila suzukii* accounts for half of the total number of flies caught. We found a significant positive relationship between the distance to alternative host plants in the landscape and the level of DS populations. The results were similar for cluster infestations with earlier and numerically superior attacks of DS when the distance to host plants was reduced. Our results suggest a significant flow of DS from alternative resources in the landscape within the main crop vineyards. Additional analyses incorporating other landscape variables as explanatory variables are in progress. This work should make it possible to define more precisely areas at risks of high DS pressure and will therefore guide landscape scale management strategy to limit the impact of DS on grapes.

Titre : Effet de la succession temporelle des ressources végétales à l'échelle des paysages sur les communautés de drosophiles. Cas d'étude en agrosystème viticole suite à l'invasion par *Drosophila suzukii*.

Résumé :

Drosophila suzukii est une espèce invasive, originaire d'Asie, qui a connu une expansion très rapide depuis son introduction en 2008 en Europe. Cette espèce pose de sérieux problèmes écologiques et agronomiques en s'attaquant à de nombreuses plantes hôtes non-cultivées ou cultivées comme le raisin. Elle est maintenant présente dans la communauté des Drosophilidae que l'on retrouve dans les paysages viticoles. Cette communauté de drosophiles reste largement méconnue et aucune étude n'a été réalisée jusqu'à présent pour la caractériser. Nous manquons également de données sur les effets de la fragmentation des ressources (sites d'hivernation, abris et ressources alimentaires), dans l'espace et dans le temps, sur les dynamiques de populations de *D. suzukii* dans l'agrosystème viticole. Pour répondre à toutes ces lacunes, nous avons mis en place une étude observationnelle reposant sur un réseau de vingt parcelles de vigne localisées dans le vignoble de Bordeaux le long de différents gradients de continuité spatiale des ressources. Nous avons cherché à évaluer 1) l'effet de la composition du paysage sur la structure de la communauté de Drosophilidae dans les paysages viticoles, 2) la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur les différentes espèces de plantes hôtes sauvages présentes dans le paysage, et 3) l'effet de la distribution spatiale et temporelle des ressources alimentaires sur les niveaux de populations du ravageur. Dans ce travail, nous avons montré que les abondances des différentes espèces de drosophiles retrouvées dans les vignes, et non leur richesse spécifique, dépendent positivement de la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage environnant. Nous avons mis en évidence une différenciation temporelle entre les deux espèces dominantes de cette communauté, *Drosophila subobscura* en hiver et *D. suzukii* en été et en automne. Par ailleurs, nous avons caractérisé la dynamique temporelle de *D. suzukii* sur cinq fruits de plantes hôtes présentes dans le paysage (gui, cerise, sureau noir, mûre sauvage et raisin) qui assurent une continuité temporelle des ressources alimentaires à l'échelle de l'année. Néanmoins, nos travaux montrent que la prise en compte de la distribution spatiale et temporelle de ces ressources alimentaires dans le paysage n'améliore pas les qualités prédictives du modèle statistique cherchant à prédire les niveaux de population de l'insecte sur la base de l'occupation des sols autour des parcelles viticoles. Ce travail a permis de démontrer qu'un ravageur invasif, qui intègre une communauté d'insectes natifs, peut s'implanter dans l'habitat sauvage en bordure de parcelles agricoles d'une région donnée en passant sur différentes ressources au cours de son cycle biologique avant de s'attaquer à la plante cultivée. Ces approches d'écologie du paysage représentent des leviers intéressants pour comprendre la dynamique des populations d'une nouvelle espèce invasive et permettre ainsi une éventuelle définition de zones favorables à son abondance.

Mots clés :

Drosophila suzukii ; Paysage ; Vigne ; Ecologie ; Dynamique de population

Titre : Effect of the temporal succession of plant resources at the landscape scale on drosophila communities. Case study in wine agrosystem following the invasion by *Drosophila suzukii*.

Abstract :

Drosophila suzukii is an invasive species, native to Asia, which has expanded very rapidly since its introduction in 2008 in Europe. This species poses serious ecological and agronomic problems by attacking the fruits of many non-cultivated or cultivated host plants such as grapes. It is now present in the Drosophilidae community found in wine-growing landscapes. This drosophila community remains largely unknown and no studies have been carried out so far to characterise it. We also lack data on the effects of resource fragmentation (wintering sites, shelter and food resources), in space and time, on the population dynamics of *D. suzukii* in the wine-growing agrosystem. To address all these shortcomings, we set up an observational study based on a network of twenty vineyard plots located in the Bordeaux vineyard along different gradients of spatial continuity of resources. We sought to assess 1) the effect of landscape composition on the structure of the Drosophilidae community in vineyard landscapes, 2) the temporal dynamics of *D. suzukii* on the fruits of different wild host plant species present in the landscape, and 3) the effect of the spatial and temporal distribution of food resources on the pest's population levels. In this work, we showed that the abundance of the different species of fruit flies found in vineyards, and not their species richness, is positively dependent on the proportion of semi-natural habitats in the surrounding landscape. We highlighted a temporal differentiation between the two dominant species of this community, *Drosophila subobscura* in winter and *D. suzukii* in summer and autumn. Furthermore, we characterised the temporal dynamics of *D. suzukii* on five fruits of host plants present in the landscape (mistletoe, cherry, black elder, wild blackberry and grape) which ensure temporal continuity of food resources on a year-round scale. Nevertheless, our work shows that taking into account the spatial and temporal distribution of these food resources in the landscape does not improve the predictive qualities of the statistical model seeking to predict the insect's population levels on the basis of land use around the vineyard plots. This work has demonstrated that an invasive pest, which integrates a native insect community, can establish itself in the wild habitat at the edge of agricultural plots in a given region by passing over different resources during its life cycle before attacking the cultivated plant. These landscape ecology approaches represent interesting levers for understanding the population dynamics of a new invasive species and thus enable the possible definition of areas favourable to its abundance.

Keywords :

Drosophila suzukii ; Landscape ; Grapevine ; Ecology ; Population dynamic

UMR Santé et Agroécologie du Vignoble

[SAVE, 1065, Centre INRAE Bordeaux Nouvelle-Aquitaine, Villenave d'Ornon]